



ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG

FÜR

ANATOMIE UND ONTOGENIE
DER TIERE

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. J. W. SPENGLER
IN GIESSEN

DREISSIGSTER BAND

MIT 39 TAFELN UND 113 ABBILDUNGEN IM TEXT



J E N A
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1910

E 687 (19)

Alle Rechte, namentlich das der Übersetzung, vorbehalten.

16 15

Inhalt.

Erstes Heft.

(Ausgegeben am 6. Mai 1910.)

	Seite
BERGOLD, ALFRED, Beiträge zur Kenntnis des innern Baues der Süßwasserostracoden. Mit Tafel 1—3 und 3 Abbildungen im Text.	1
KÜHN, ALFRED, Die Entwicklung der Geschlechtsindividuen der Hydromedusen. Mit Tafel 4—11 und 16 Abbildungen im Text	43

Zweites Heft.

(Ausgegeben am 24. Juni 1910.)

VERSLUYS, J., Streptostylie bei Dinosauriern, nebst Bemerkungen über die Verwandtschaft der Vögel und Dinosaurier. Mit Tafel 12 und 25 Abbildungen im Text	175
HACHLOV, L., Die Sensillen und die Entstehung der Augen bei <i>Hirudo medicinalis</i> . Mit Tafel 13—16 und 3 Abbildungen im Text	261
GÜNTHER, THOMAS, Die Eibildung der Dytisciden. Mit Tafel 17—23 und 2 Abbildungen im Text	301

Drittes Heft.

(Ausgegeben am 26. September 1910.)

HAGEMANN, JOHANNES, Beiträge zur Kenntnis von <i>Corixa</i> . Mit Tafel 24—25 und 2 Abbildungen im Text	373
WIJNHOF, G., Die Gattung <i>Cephalothrix</i> und ihre Bedeutung für die Systematik der Nemertinen. Mit Tafel 26—29 und 1 Abbildung im Text	427

Viertes Heft.

(Ausgegeben am 26. November 1910.)

KAUTZSCH, GERHARD, Über die Entwicklung von <i>Agelena labyrinthica</i> CLERCK. Mit Tafel 30—34 und 29 Abbildungen im Text	535
HIRT, OTTO, Die Dufteinrichtungen der Neotropiden. Mit Tafel 35—38 und 20 Abbildungen im Text	603
BAUMEISTER, L., Zur Anatomie der vegetativen Organe der Rhinophiden. Mit Tafel 39 und 12 Abbildungen im Text	659

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Beiträge zur Kenntnis des innern Baues der Süßwasserostracoden.

Von

Alfred Bergold.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Freiburg i. Br.

Mit Tafel 1–3 und 3 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

1. Einleitung.
2. Material und Methode der Untersuchung.
3. Darmtractus.
4. Lippendrüse.
5. Excretionsorgane.
 - a) Drüse der 1. Antenne.
 - b) Drüse der 2. Antenne (Schalendrüse).
 - c) Maxillardrüse.
6. Maxillarfußdrüse.
7. Weiblicher Copulationsapparat.
8. Zusammenfassung der wichtigsten Befunde.

1. Einleitung.

Im vorigen Jahre hatte ich mich auf Veranlassung des Herrn Geheimrat WEISMANN etwas eingehender mit der Untersuchung des Baues von *Cypris reptans* beschäftigt. Dabei zeigte es sich, daß die innere Anatomie der Ostracoden noch nicht so gut bekannt ist, wie es wünschenswert erscheint. Ich machte mich deshalb daran, außer

Cypris reptans noch einige andere Arten zu untersuchen. Herr Geheimrat WEISMANN hat mir sein wertvolles Material, eine Kolonie von *Cypris reptans*, zur Verfügung gestellt, eine Kolonie, die er schon seit 30 Jahren in Gefangenschaft hält und die sich während dieser Zeit nur parthenogenetisch fortpflanzte. Auch hat er mir eine Fülle von Belehrungen zuteil werden lassen. Es sei deshalb meinem verehrten Lehrer der herzlichste Dank ausgesprochen. Zu großem Danke bin ich auch Herrn Privatdozenten Dr. SCHLEIP dafür verpflichtet, daß er mir eine große Anzahl guter Präparate sowie konserviertes Material zur Benutzung gab, wodurch meine Arbeit wesentlich erleichtert und vor allem beschleunigt wurde. Ferner danke ich ihm und Herrn Dr. KÜHN für die Erteilung so mancher guter Ratschläge und für das Interesse, das sie an meiner Arbeit gezeigt haben.

An Literatur kommen für diese Arbeit hauptsächlich in Betracht die bekannte Abhandlung von ZENKER (1854) und zwei Arbeiten von CLAUS (1893 und 1895).

2. Material und Methode der Untersuchung.

Zu vorliegenden Untersuchungen benutzte ich *Cypris reptans* B. aus den Kulturen des Herrn Geheimrat WEISMANN und Tiere derselben Art aus dem Altrhein; ferner *Cypris fuscata* JUR., *Cypris monacha* Z. = *Notodromas monacha* O. F. M., dann noch zum Vergleich einiger Organe *Euricypris pubera* O. F. M. Wie wir schon in der Einleitung gesehen haben, pflanzten sich die in Gefangenschaft gehaltenen *Cypris reptans* parthenogenetisch fort. Auch in den Receptacula seminis der im Rhein lebenden *Cypris* konnte ich nie Samenfäden finden. *Cypris reptans* habe ich während eines Jahres beobachtet und kann über die Lebensweise Folgendes sagen:

Sie hält sich mit Vorliebe in weichem, schlammigem Boden stehender Gewässer auf. Behend arbeitet sich das Tier durch den Schlamm, indem es die feinen Sandkörner mit der kräftigen 1. Antenne emporwirft und deutliche Spuren seines Ganges zurückläßt. Es ist ein schlechter Schwimmer; wenn man das Krebschen mit einem Hölzchen von dem Boden hebt und ihm dann die Unterlage entzieht, so läßt es sich träge fallen. Sobald es an dem Boden angekommen ist, eilt es in der oben beschriebenen Weise davon. Die Nahrung besteht teils aus verwesender pflanzlicher, teils aus tierischer Kost. In der Gefangenschaft fütterte ich die Tiere mit gekochten Kartoffeln. Tote Asseln und Insectenlarven verzehrten sie mit Vorliebe.

An die Oberfläche des Wassers gehen sie fast nur, um an Wasserpflanzen ihre Eier abzulegen. Auf der Oberseite von Lemnablättchen, die in dem Aquarium waren, fand ich die Eier gruppenweise zu 4—50 und mehr beisammen. Häufig umsäumte ein Kranz, aus 2—4 Reihen Eiern bestehend, den ganzen Rand des Blättchens.

Von Juli bis Dezember war *C. reptans* in großer Anzahl vorhanden. Am häufigsten trat diese Art im Oktober und November auf. Als ich am 9. Januar, nachdem eine empfindliche Kälte eingetreten war, wieder nach den Tieren sah, fand ich nur noch wenige, die sich regungslos einige Zoll tief in nicht mit Wasser bedecktem Schlamm vorfanden. Dies beweist, daß den Tieren eine sehr geringe Luftmenge zur Atmung genügt.

Zum Fangen benutzt man am besten ein kräftiges Netz aus feinmaschigem Gewebe. Man führt es auf dem Boden des Gewässers hin, läßt dann das Wasser ablaufen und untersucht den Schlamm. Ein Teil der Tiere kriecht an die Oberfläche, wo sie durch den Glanz der Schale sofort auffallen und gesammelt werden können. Auf diese Weise fing ich oft in einem Zuge Hunderte von Exemplaren von ein und derselben Art.

Cyprois monacha findet sich ebenfalls im Altrhein bei Breisach vor. Das Krebschen hält sich meistens frei schwimmend an der Oberfläche des Wassers auf.

Cypris fuscata tritt in einem Tümpel bei Freiburg in großer Zahl auf. Gewöhnlich sitzt das Tierchen an Wasserpflanzen; doch besitzt es auch ein gutes Schwimmvermögen.

Zum Studium der innern Anatomie wurden die Ostracoden fast ausschließlich mit heißem Sublimat-Eisessig nach GILSON-PETRUNKOWITSCH fixiert, wodurch recht gute Bilder entstanden. Auch Osmiumsäure wandte ich an; die Bilder wurden aber schlecht und waren zu genauern Studien nicht brauchbar. Die VOM RATH'sche Flüssigkeit eignete sich vortrefflich dazu, die Granula in den Darmzellen nachzuweisen. Zum Studium der Histologie scheint mir aber auch diese Fixation nicht empfehlenswert zu sein.

Um die Tiere von den Schalen zu trennen, wirft man sie am besten in siedendes Wasser (MÜLLER, 1880). Dadurch werden sie schnell getötet; die Schale klappt auf und kann leicht abgetrennt werden.

Beim Färben erwies sich das DELAFIELD'sche Hämatoxylin und Pikrokarmín sehr brauchbar. Manchmal war ein Nachfärben mit

Eosin nötig. Auch die Methode nach HEIDENHAIN ließ schöne Bilder entstehen und leistete beim Studium der Kerne gute Dienste.

3. Darmkanal.

An dem Darmtractus der Ostracoden kann man leicht, wie aus Fig. 1 zu ersehen ist, 4 Abschnitte unterscheiden, 1. das Atrium, 2. den Ösophagus, 3. den Mitteldarm, 4. den kurzen Enddarm.

Der Darmtractus beginnt mit dem aus Oberlippe und Hypostom gebildeten Atrium. Am Grunde desselben liegt die Mundöffnung, die in den spaltenförmigen Ösophagus führt. Dieser steigt dorsalwärts bis in die Höhe des Auges (Taf. 1, Fig. 1) und geht in den Mitteldarm über. Der Mitteldarm zerfällt durch eine sehr deutliche Einschnürung in zwei fast gleichgroße Hälften. Die vordere bildet den aufsteigenden, die hintere den absteigenden Schenkel eines der Dorsalseite zu konvexen Bogens. An den Mitteldarm schließt sich der kurze, ectodermale Enddarm an, der dorsal von der Furca nach außen mündet (Taf. 1, Fig. 1 *Af*).

Vorderdarm.

Es ist ZENKER, dem wir die ersten Mitteilungen über den Darmtractus verdanken (1854). Vollkommene Klarheit über den morphologischen Bau dieses Organs schafft aber erst CLAUS (1893 u. 1895). Er behandelt den vordern Teil des Darmkanals so ausführlich, daß ich die Beschreibung des Atriums vollkommen übergehen kann. Den Bau des Ösophagus möchte ich des großen Interesses wegen, das der komplizierte Reusenapparat bietet, nach den Ausführungen von CLAUS mit einigen Ergänzungen wiedergeben:

Der Ösophagus erscheint auf Querschnitten als quere Spalte. Die stark verdickte Dorsalwand springt in das Lumen des Ösophagus vor, so daß 2 seitliche Einschnitte entstehen, welche die dorsale Wand von den Seitenwänden des Ösophagus trennt (CLAUS, 1895, tab. 1, fig. 7). Dem Lumen zu ist eine starke, bis 12 μ dicke Cuticula zur Ausscheidung gekommen. Die Zellen der dorsalen Wand (Taf. 1, Fig. 2 *d*) sind bedeutend größer als die der ventralen (*v*).

Als Pharynx bezeichnete ZENKER den Vorderdarm von der Stelle ab, wo das Epithel einen kleinen, in das Lumen vorspringenden Höcker (Taf. 1, Fig. 2 *H*) bildet und wo der große vordere, nach der Stirnwand hinziehende Pharynxmuskel entspringt (Fig. 1, u. 2 *M*). Da diese Bezeichnung nicht glücklich gewählt ist, scheint es mir besser,

wenn man diesen Abschnitt „hintern Ösophagus“ nennt. Der größte Teil des hintern Ösophagus springt in den Mitteldarm vor und hat nach CLAUS die Funktion eines Reusenapparats (Fig. 1 W).

Er besteht, wie schon CLAUS erkannt hat, aus einer dorsalen und aus einer ventrolateralen Duplikatur der hintern Speiseröhre. Die dorsale bildet einen dicken Wulst (Fig. 1 W, Fig. 3a u. b). Die ventrale dagegen ist sehr dünn (Fig. 3b c. D u. Fig. 1 bei Ph).

Man kann sich den Reusenapparat dadurch entstanden denken, daß sich der Ösophagus in den Mitteldarm vorschob. Dadurch wäre das Zustandekommen der Duplikaturen erklärt. Nun muß man aber noch annehmen, daß das dem Lumen zugekehrte Blatt der dorsalen Duplikatur eine weitere, in der Medianebene sich erstreckende Verdoppelung erfuhr, und daß die Zellen an Umfang bedeutend zunahmen. Dadurch wäre dann der dorsale Wulst zustande gekommen.

Bei *Cypris reptans* ist allerdings die Anordnung der Zellen in zwei Lagen im dorsalen Wulst nicht mehr deutlich zu erkennen. Die Zellen sind von sehr unregelmäßiger Gestalt. Oft sind sie sternförmig verästelt und stehen miteinander durch manchmal sehr feine Ausläufer in Verbindung. Der eigentliche Zellkörper ist klein, so daß der Kern häufig nur von einer dünnen Protoplasmaschicht umgeben wird.

Die doppelte Lage von Zellen ist in dem dorsalen Wulst von *Cypris fuscata* und *Cypris monacha* gut nachweisbar. Auch haben die einzelnen Zellen ihre ursprüngliche Gestalt mehr oder weniger bewahrt. Stets finden sich in dem Protoplasma — bei *Cypris reptans* hauptsächlich auf den Zellausläufern — eine große Zahl von Körnchen, die in gefärbten Präparaten schwarz erscheinen (Taf. 1, Fig. 3a u. b).

Die seitlichen Einschnitte des Ösophagus, die die Dorsalwand von den Seitenwänden trennen, sind bei dem Reusenapparat so nahe aufeinander gerückt, daß eine Art Gelenk zwischen dem dorsalen Wulst und der in den Darm hineingeschobenen Ösophaguswand entsteht (3b). An dem freien Ende des Reusenapparats vollzieht sich die Trennung von Wulst und Ösophagus vollständig. Auf nicht vollkommen median geführten Längsschnitten liegt der dorsale Wulst frei zwischen den Wänden der Ösophagusvorstülpung.

Der hintere, etwas verjüngte Teil des dorsalen Wulstes weist auf seiner ventralen Seite eine rinnenförmige Einsenkung auf, die dem freien Ende zu immer tiefer wird und ihn in zwei vollkommen getrennte, frei in das Darmlumen hineinragende Lappen teilt.

Die Rinne und die Teilung des hintern Wulstabschnitts in

2 Lappen wird vielleicht dadurch hervorgerufen, daß sich an der Bildung der hintern Partie des Wulstes noch 2 weitere Zellenlagen beteiligen. Diese senken sich, wie Fig. 3a zeigt, in der Medianebene des Wulstes keilförmig ein und teilen ihn schließlich in 2 Lappen. Fig. 3a stellt einen Schnitt durch den dorsalen Wulst dar, der von vorn oben nach hinten unten geführt ist, so daß der Beginn der ventralen Rinne zu erkennen ist.

Einen Querschnitt durch den Reusenapparat (von *Eurycypripuber*?) bildet Fig. 3b, Taf. 1 ab. Bei *R* sind einige Falten zu sehen, die allmählich in dem hintern Teile des dorsalen Wulstes in die ventrale Rinne übergehen.

Die Chitinauskleidung des dorsalen Wulstes und der ventrolateralen Ausstülpung ist dem Lumen zu sehr dick und mit einer großen Anzahl von Chitinhärchen besetzt (Taf. 1, Fig. 3a u. b). Dorsalwärts ist das Chitin sehr dünn, wodurch die Gelenkigkeit des Wulstes bedeutend erhöht wird.

Der Rinne bzw. den beiden Lappen des dorsalen Wulstes mißt CLAUS die Bedeutung zu, „den Ausgang des Schlundes in den Magendarm, bei Verhinderung des Rücktrittes der Speisetheile zu erweitern“ (1895, p. 4). Da das hintere Ende des dorsalen Wulstes durch die Rinne und die beiden Lappen eine ziemlich gute Bewegungsfähigkeit erhält, kann es vielleicht auch dazu dienen, zurückgebliebene Nahrungsteilchen aus dem Reusenapparat zu entfernen.

Mitteldarm.

Wie schon erwähnt wurde, kann man an dem Mitteldarm einen aufsteigenden vordern und einen absteigenden hintern Abschnitt unterscheiden (Taf. 1, Fig. 1). Das Epithel hat an seiner Basis eine sehr feine, am ganzen Mitteldarme deutlich erkennbare Basalmembran zur Ausscheidung gebracht (Taf. 1, Fig. 1, 4, 5). Dieser liegen Längs- und Quermuskeln auf, welche aber als solche schwer nachweisbar sind. Deutlich sind sie nur am hintersten Teile des Mitteldarmes zu sehen (Taf. 1, Fig. 7 *L* u. *M*). Auf die Muskeln folgt die Serosa, eine Schicht niederer, langgezogener, plattenförmiger Zellen (Taf. 1, Fig. 5 *F*). Bei *Cyprip reptans* ist sie kaum zu erkennen; gut entwickelt ist sie dagegen bei *C. fuscata* (Taf. 1, Fig. 5). Der ganze Mitteldarm ist in ein voluminöses, mesenchymatisches Gewebe eingebettet.

Die Zellen des Mitteldarmes haben im Ruhezustande quadratische bis cylinderförmige Gestalt (Taf. 1, Fig. 5, Fig. 7 *D*). Das Protoplasma ist fein granuliert und enthält eine große Anzahl kleiner Vacuolen.

An der Basis der Zellen liegt der rundliche oder ovale Kern, der sich mit Hämatoxylin intensiv blau färbt. Die Kernmembran ist deutlich sichtbar. In der Mitte des Kernes findet sich ein großer Nucleolus vor, manchmal auch deren 2 oder 3, die sich mit Pikrokarmarin rot färben (Taf. 1, Fig. 4, 5).

Die mit Secret erfüllten Mitteldarmzellen sind ziemlich groß und sehr voluminös. Oft springen sie weit in das Lumen vor (Taf. 1, Fig. 4). Sie besitzen eine große Anzahl von verschiedenen großen Vacuolen. In diesen finden sich, wie bei *Cypris fuscata* (Fig. 4) leicht zu sehen ist, mit Pikrokarmarin schwach rot färbbare Granula vor; ihr Körperrumfang ist außerordentlich verschieden. An der Basis der Zellen sind sie gewöhnlich kleiner als an dem distalen Teile. Die großen Granula sind meist etwas schwächer tingierbar als die kleinen. Es können auch mehrere Vacuolen zu einer einzigen großen Blase zusammenfließen, die dann mehrere Granula enthält (Taf. 1, Fig. 4: vgl. auch Fig. 6).

Die einzelnen Zellen sind nicht deutlich gegeneinander abgegrenzt. Wenn sie in voller secretorischer Tätigkeit sind, so kann man die Zellscheidewände meist gar nicht nachweisen. Dem Darm-lumen zu sind die Konturen der Zellen nur auf gut fixierten Präparaten sichtbar.

Die Zellen werden von einem ca. $\frac{1}{2}$ — $\frac{2}{3}$ μ hohen Stäbchen- oder Stiftchensaume ausgekleidet, den CLAUS in seiner Arbeit nicht erwähnt (Taf. 1, Fig. 4 u. 5 St.). An der Basis des Saumes kann man bei günstigen Objekten die Basalkörperchen gut erkennen (Fig. 5 B). Dieser Stäbchensaum kleidet nicht nur das ganze Mitteldarmepithel aus, sondern auch das Epithel des Hepatopancrealschlauches (Taf. 1, Fig. 6).

Bei *Cypris reptans* erreichen die Mitteldarmzellen, kurz vor dem Übergang des Mitteldarmes in den Enddarm, ansehnliche Dimensionen und bilden eine Art Klappe (Taf. 1, Fig. 1). Es ist dies vielleicht eine Einrichtung, die die Aufgabe hat, den Enddarm zu verschließen und die Speisen längere Zeit in dem Mitteldarme zu behalten, damit eine ausgiebigere Resorption stattfinden kann.

Enddarm.

Bei den Ostracoden ist der Enddarm auf den ersten Blick von dem Mitteldarme zu unterscheiden (Taf. 1, Fig. 7). Während dieser zylindrische Gestalt hat, ist jener abgeplattet und stellt eine quere Spalte dar. Die einzelnen Zellen sind gut individualisiert.

Am Anfang des Enddarmes sind sie ziemlich groß; je mehr sie sich dem After nähern, um so niedriger werden sie. Ihre Oberfläche ist dem Lumen zu von einer strukturlosen Cuticula überzogen, die auf die ectodermale Herkunft des Enddarmes hinweist. Das Protoplasma ist einheitlich granuliert und enthält keine Vacuolen. Der ziemlich kleine Zellkern hat eine sehr verschiedene Lage. Er ist bald basal, bald distal angeordnet.

Muskeln konnte ich an dem Enddarme, wie auch CLAUS, nicht wahrnehmen.

Funktion der Mitteldarmzellen.

Den Zellen des Mitteldarmes kommt, wie CLAUS schon festgestellt hat, sowohl die Funktion der Resorption als auch die der Secretion zu. Nach eben genanntem Autor soll die Abgabe von Secret darin bestehen, daß sich die distalen mit Secretkörnern gefüllten Teile der Zellen lösen, sich der Nahrung beimischen und so als Ferment funktionieren. Die zurückgebliebenen Zellstümpfe sollen sich selbst regenerieren. Dieser Ansicht kann ich mich nicht anschließen. Wohl fand ich öfters auch Darmzellen, bei denen nur noch der basale kernhaltige Teil vorhanden war. Der distale hing diesem entweder als Fetzen an oder lag frei im Darmlumen. Ich glaube aber nicht, daß das ein bei der Secretion regelmäßig stattfindender Vorgang ist. Ich bin vielmehr der Ansicht, daß diese Erscheinung als Kunstprodukt aufzufassen ist, das durch die Fixation hervorgerufen wird. Bei sehr gut fixierten Tieren waren die Darmzellen, wenn auch noch so stark aufgetrieben, dem Lumen zu stets von dem Stäbchensaume scharf begrenzt.

Bei der Anwendung der Fixationsflüssigkeit nach VOM RATH wurden die Granula der Mitteldarmzellen als schwarze Kugeln gefällt. Doch blieben diese Granula auch erhalten, wenn die Tiere mit Sublimat-Eisessig nach GILSON-PETRUNKEWITSCH fixiert wurden. Besonders deutlich waren sie als stark lichtbrechende, rötliche Kugeln bei *Cypris fuscata* kenntlich (Taf. 1, Fig. 4). In dem Darmlumen fand ich die isolierten Granula nie vor. Ich vermute, daß die Granula in den Darmzellen ein proteinähnliches Proenzym darstellen, das in Vacuolen an die Oberfläche der Zellen geschafft und dort in ein Enzym umgewandelt wird; dieses verläßt die Zelle und mischt sich dem Speisebrei bei.

Leberschlauch.

Der Mitteldarm sendet gleich an seinem Anfange zwei große, sackförmige Ausstülpungen aus, die sich zwischen den beiden Schalenduplikaturen tief in die Schale hinein erstrecken und unterhalb der Ovarien verlaufen. Diese Gebilde sind in der Literatur mit den Namen „Leber, Leberschlauch, Hepatopancrealdrüse“ bezeichnet.

Der Leberschlauch ist entwicklungsgeschichtlich eine Ausstülpung des vordern Theiles des Mitteldarmes. Naturgemäß haben seine Zellen große Ähnlichkeit mit den des Mitteldarmes. Bei *Cypripis fuscata* sind die Unterschiede sehr gering. Die Zellen sind sehr vacuolenreich und enthalten die Granula, die bei der Besprechung des Mitteldarmes schon eingehender erörtert wurden. Auch diese Granula erscheinen unter Anwendung der VOM RATH'schen Fixationsflüssigkeit als schwarze Kugeln. Doch wurden sie auch nicht aufgelöst — wie Taf. 1, Fig. 6 zeigt —, wenn man zum Fixieren ein Gemisch von Sublimat und Eisessig nahm. Die Ansicht von CLAUß, daß dem Leberschlauche die Secretion von Fettkugeln zukommt, erscheint mir unannehmbar.

Sehr wahrscheinlich ist es aber, daß die Hepatopancrealdrüse ähnliche Secrete absondert wie die Zellen des Mitteldarmes.

4. Lippendrüse.

ZENKER erwähnt in seiner berühmten Arbeit die Lippendrüse nicht. Sie wurde zuerst von CLAUß (1892 u. 1895) abgebildet und wie folgt beschrieben: „Die birnenförmige Drüse setzt sich in einen engen Ausführkanal fort, welcher an günstigen Schnittpräparaten bis zum Munde am Anfang der Speiseröhre zu verfolgen ist. Histologisch kann man eine zarte, mit flachen, kleinen Kernen versehene Bindegewebsumhüllung und dieser anliegend ein hohes Epithel unterscheiden, welches ein nur enges Lumen zurückläßt. Die undeutlich abgegrenzten Epithelzellen sind von hoher, cylindrischer Form, mit feinkörnigem Protoplasma, in dessen dichterem basalen Theil der Kern liegt.“

Meine Befunde ergänzen die Angaben von CLAUß, weichen aber auch in manchen Punkten von diesen ab.

Die Lippendrüse zeigt bei den Süßwasserostracoden einen so übereinstimmenden Bau, daß ich ihn nur von der Drüse einer Species zu schildern brauche. Die kleinen Unterschiede, die sich bei den

einzelnen Arten vorfinden, werde ich besonders hervorheben. Die folgende Beschreibung bezieht sich auf *Cypris reptans*.

Zum Studium der Lippendrüse eignen sich am besten Sagittal- und Querschnitte. Schon bei schwacher Vergrößerung fallen in der Oberlippe durch die starke Tinktionsfähigkeit zwei ansehnliche Drüsenkomplexe, die beiden Lippendrüsen, auf. Diese liegen zu beiden Seiten der Medianebene mit ihrer längsten Ausdehnung senkrecht zum Ösophagus (Taf. 1, Fig. 1). Sie sind nicht ganz parallel zur Medianebene, sondern bilden mit dieser einen kleinen Winkel, der der Ventralseite zu geöffnet ist. Mit ihrem hintern Ende liegen sie einander eng an (vgl. Fig. 12, Taf. 1). Das blinde Ende besitzt einen, manchmal auch mehrere Fortsätze (*F*, Fig. 8, Taf. 1), die sich zwischen die Zellen des Mesenchyms einschalten und zur Verfestigung beitragen. Das andere Ende geht in ein sehr feines Ausführkanälchen über. Dieses macht, kurz nachdem es die Drüse verlassen hat, eine sanfte Biegung, zieht nach unten und mündet in den vordern Teil des Atriums (Taf. 1, Fig. 8 u. 11). Offenbar hat sich CLAUS getäuscht, wenn er die Lippendrüse dicht hinter der engen Mundspalte mit kurzem, weitem Ausführgange in die Speiseröhre einmünden läßt.

An der Drüse selbst konnte ich nie Zellscheidewände erkennen. Sie stellt ein Syncytium dar, das von einer feinen, struktur- und kernlosen Membran umgeben ist. Dieser können wenige, zum Teil sehr kleine mesenchymatische Zellen aufliegen. Das Protoplasma ist fein granuliert und häufig von einer großen Anzahl von Vacuolen durchsetzt (Fig. 8). Es weist zwei sich durch die Intensität des Färbevermögens auszeichnende Zonen auf, eine hintere, dem Ausführgang entferntere, stark tingierbare und eine vordere, sich sehr schwach färbende Partie (Taf. 1, Fig. 8 u. 12). Nur in der erstern befinden sich die Kerne, während in der letztern ein ziemlich reichverzweigtes, intracelluläres Kanalsystem zu erkennen ist (Taf. 1, Fig. 8 *Lu*, ebenso Fig. 12, Fig. 9 u. 10). Dieses enthält ein fein granuliertes, schwach tingierbares Secret (Fig. 8, 9, 10, 12).

Das Lumen der Drüse besteht in seinem hintern Teile aus mehreren Kanälen (Fig. 9), die sich allmählich vereinigen und ein einheitliches, sternförmig verästeltes Lumen bilden (Fig. 10). An der Basis der Drüse ist das Lumen im ganzen kreisrund und besitzt höchstens einige sanfte Einbuchtungen (Taf. 1, Fig. 11 *Lu*).

Die Kerne liegen im Zentrum des stark färbbaren, hintern Drüsenabschnitts. Sie sind von einer deutlich sichtbaren Kernmembran umgeben und besitzen sehr verschiedene Größe und Ge-

stalt. Die einen sind kreisrund, die andern perlschmürartig eingekerbt, und wieder andere haben wurstförmiges Aussehen. Man erhält häufig den Eindruck, als wären die einzelnen Kerne Abschnürungsprodukte eines einzigen, langen, knäueiförmig aufgerollten Kernes. Die Kerne enthalten gewöhnlich 2—3 sehr kleine Nucleolen.

Das enge Ausführkanälchen ist etwa $1\frac{1}{2}$ mal so lang wie die Drüse selbst. Zellkerne sind in ihm nicht zu erkennen. Es ist daher als Fortsatz des Plasmas der Lippendrüse aufzufassen. Sein intracelluläres Lumen ist sehr eng und bald röhren-, bald spaltenförmig (Taf. 1, Fig. 8 K). An der Übergangsstelle von der Drüse in den Ausleitungskanal liegt stets eine große, scharf umgrenzte, halbmondförmige Zelle, die den obersten Teil des Kanals halb umfaßt (Taf. 1, Fig. 8 Z, 11 Z). Auch ihr großer Kern hat sichelförmige Gestalt. Zu dieser Zelle gesellt sich meistens noch eine kleinere, die der ersten auf ihrer konvexen Seite aufliegt (Taf. 1, Fig. 11).

Die Lippendrüse von *Cypris fasciata* weist fast genau denselben anatomischen und histologischen Bau auf wie die von *Cypris reptans*. Ein kleiner Unterschied besteht darin, daß sich bei der zuerst genannten Species die Drüse der linken und der rechten Seite beinahe in ihrer ganzen Längsrichtung in der Medianebene berühren (Taf. 1, Fig. 12).

Bei *Eurycypris pubera* ließen sich im Bau der Lippendrüse keine Abweichungen von dem bei *Cypris reptans* feststellen.

Cypris monacha scheint der Lippendrüse ganz zu entbehren; trotz Durchmusterns einer großen Anzahl von Schnittserien gelang es mir nicht, sie oder ein anderes dieser Drüse entsprechendes Organ zu finden.

Was die Funktion der Lippendrüsen anbetrifft, so muß ich mich der Ansicht von CLAUS anschließen, der diesem Organ die Bedeutung einer Speicheldrüse zuschreibt. Münden doch die beiden Lippendrüsen an der Stelle in das Atrium, wo die beiden kräftigen Mandibeln einander entgegenwirken, wo also ein lebhafter Kauprozeß vor sich geht! Die verkleinerten Nahrungspartikelchen kommen mit dem Secret in engste Berührung, werden vielleicht zu kleinen Ballen verkittet und gleitfähig gemacht.

5. Excretionsorgane.

CLAUS (1895) erwähnt nur ein Excretionsorgan und zwar die Schalendrüse oder die Drüse der 2. Antenne. Er scheint geneigt zu sein, die Maxillarfußdrüse als ein 2. Nephridium aufzufassen, was jedoch, wie wir sehen werden, kaum berechtigt sein dürfte.

Die vorliegenden Untersuchungen ergaben, daß noch 2 weitere drüsige Organe vorhanden sind: das eine mündet nahe der Basis der 1. Antenne, das andere unweit der Basis der 1. Maxille. Nach dem morphologischen und histologischen Bau sowie nach der Lage sind es Excretionsorgane. Wenn die Excretionsorgane der Crustaceen als Segmentalorgane aufgefaßt werden, wie es in der Tat fast allgemein geschieht, so hätten die Ostracoden mindestens 3 Segmentalorgane: 1. die Drüse der 1. Antenne, 2. die Schalendrüse, 3. die Maxillardrüse.

Vielleicht haben wir die 3 Segmentalorgane der Ostracoden als ein von den Anneliden übernommenes Erbstück anzusehen.

a) Drüse der 1. Antenne.

Dicht unterhalb der Leber liegt, horizontal ausgebreitet, die kleine sackförmige Drüse der 1. Antenne. Fig. 13, Taf. 1 gibt das Endsäckchen der Drüse von *Eurycypris pubera* wieder. Auf dieses Tier beziehen sich auch die folgenden Schilderungen.

Die Drüse befindet sich an einer Körperstelle, wo eine starke Blutcirculation stattfindet; denn die 1. Antenne ist eine Extremität, die viel gebraucht wird und bedeutende Kraftleistungen zu verrichten hat. Die Längsrichtung dieses Excretionsorgans steht senkrecht zur Längsrichtung des Tierkörpers. Das der Medianebene zugewandte Ende sendet nach hinten einen zipfelförmigen Fortsatz (Taf. 1, Fig. 13 F_1) aus. Dieser sowie die hintere Partie des Excretionsorgans ist von Muskeln M umgeben, die sich an dem Entoskelet festheften und zu der 1. Antenne hinziehen. Der äußern Körperwand zu bildet die Drüse ebenfalls einen Fortsatz F_2 , der bis an die Oberfläche zieht und ventral von der 1. Antenne nach außen zu münden scheint. Andererseits glaubte ich aber mehrere Male einen Schleifenkanal beobachtet zu haben von der Form, wie wir ihn an der Drüse der 1. Maxille wiederfinden. Doch war es mir nicht möglich, denselben ganz einwandsfrei in seinem Verlaufe festzustellen.

Das Endsäckchen weist einen ähnlichen morphologischen und histologischen Bau auf wie das der Maxillardrüse (Taf. 2, Fig. 20, 21, 22). Es erreicht eine Länge von ca. 50μ , besteht aus wenigen (4—6) kuppenförmig in das Lumen vorspringenden Zellen (Taf. 1, Fig. 13), die nicht durch sichtbare Zellmembranen gegeneinander abgegrenzt sind. Das feingekörnelte, schwach tingierbare Protoplasma ist von vielen Vacuolen durchsetzt, die zum Teil nur ein großes Sekretkorn, zum Teil aber auch ganze Ballen von Granula enthalten (Fig. 13).

Auf die Beschreibung dieses Excretionsorgans bei andern Ostracoden kann ich verzichten, da die Unterschiede sehr gering sind und die Drüse bei all den untersuchten Tieren, sowohl in ihrer äußern Gestalt als auch in ihrem histologischen Bau, große Ähnlichkeit zeigt. Bemerkenswert ist, daß die Drüse der 1. Antenne von *Cypris monacha* im Verhältnis zur Größe des Tieres stark entwickelt ist. Wie erwähnt, ist dieses kleine Excretionsorgan noch bei keiner Ostracodenart beschrieben worden.

b) Schalendrüse.

Die ersten und einzigen mir bekannten Mitteilungen über die Schalendrüse der Süßwasserostracoden macht CLAUS (1895). Sein zweiter Teil der Arbeit „Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserostracoden“ ist mit Abbildungen dieser Drüse, verschiedener Ostracoden-Arten reich illustriert. Er hat die beiden Hauptteile Endsäckchen und Schleifenkanal mit ihren charakteristischen Zellformen gekannt. Den Ausführungskanal konnte er nicht finden. Auch über die feinere Struktur der Drüse und über die Beschaffenheit des Excrets gibt CLAUS keine nähere Auskunft. Schon ZENKER hat wohl den hintern Sack der Antennendrüse gesehen. Er beschreibt nämlich (1854) in der Gegend des Pylorus lappig verzweigte Drüsenmassen, die er „einstweilen“ mit dem Namen „Milz“ bezeichnet. Mit Recht setzt er sie der Antennendrüse der Cytheren homolog hält aber letztere fälschlich für Giftdrüsen.

Wie bei der Antennendrüse der andern Crustaceen kann man auch bei den Ostracoden 2 Hauptteile unterscheiden: 1. einen dorsalen Teil, den Schleifenkanal oder das Harnkanälchen (Taf. 1, Fig. 14 *Sch*) mit dem „hintern Sacke“ (Fig. 14); 2. einen meist ventralen Teil, das Endsäckchen (Fig. 14 *E*).

An die Spitze der Untersuchung möge die Schalendrüse von

Cypris reptans

gestellt werden.

Der dorsale Abschnitt ist ein schwach gewundener Kanal, daher der Name Schleifenkanal. Er stellt ein Syncytium dar, in welches einige große Kerne unregelmäßig eingebettet sind. Das weite Lumen besitzt ansehnliche, sich in das Plasma vorwölbende Aussackungen, wodurch die Drüse oft reich verzweigt erscheint. Dem Lumen zu ist das Protoplasma von einem äußerst feinen, scharfen Saume abgegrenzt (Taf. 1, Fig. 14 *Sch*). Der dem Lumen abgewandte

Teil des Syncytiums sendet zipfelartige Fortsätze aus (*Z* Fig. 14), die sich an mesenchymatische Zellen anschließen oder sich an der Hypodermis der Schalenlamellen festheften.

Das vordere Ende des Schleifenkanals endet blind. Der hintere Teil mündet von außen in den „hintern Sack“ ein (Fig. 14 *H*), den man als Differenzierung der hintern Partie des Harnkanälchens anzusehen hat.

Die Protoplasamasse des Schleifenkanals ist fein granuliert, schwach tingierbar und enthält eine große Anzahl an Größe sehr verschiedener Vacuolen. Die von CLAUS beschriebene senkrecht zum Lumen stehende periphere Streifung konnte ich bei den von mir untersuchten Arten nicht erkennen.

Der Kern besitzt keine regelmäßige Gestalt; er ist bald oval, bald halbmondförmig gebogen, bald gelappt (Taf. 1, Fig. 14 *Sch*). Manche Bilder scheinen darauf hinzudeuten, daß der Kern sich in mehrere Teile schnüren kann (Fig. 14 *Sch*, der unterste Kern!).

Der „hintere Sack“ liegt fast vollkommen in dem Rumpfe des Tieres zwischen der Körperwand und dem vordern Teile der Hepatopancrealdrüse. Bei Tieren, die sich frisch gehäutet haben und deshalb durchsichtig sind, ist er als heller unter und hinter dem Auge gelegener Fleck erkennbar.

Dieser Abschnitt hat kuglige Gestalt und wird im wesentlichen von 4 Zellen gebildet. 2 diametral angeordnete Zellen machen den dorsalen Teil der Blase aus (Taf. 1, Fig. 15 Z_1 u. Z_2). Der untere ist ebenfalls aus 2 Zellen zusammengesetzt. Eine liegt der Medianebene zu, die andere an der hintern Partie des Sackes (Z_3). Die obere nach innen gelegene (Z_2) sowie die untere hintere Zelle (Z_3) zeichnen sich aus durch die Größe ihres Zellkörpers. Die Zellen, wie ihre Kerne, sind im allgemeinen nieder und haben plattenförmige Gestalt. Der dem Lumen abgewandte Teil der Zellen bildet zipfelförmige Fortsätze, die sich zum Teil weit in das angrenzende Mesenchym erstrecken. Dem kugligen Lumen zu sind die Zellen von einem dichten, feinen Saume begrenzt. Ihr Protoplasma weist dieselbe Beschaffenheit auf wie das des Syncytiums.

An der Stelle der Blase, wo der Ausführkanal beginnt, liegen mehrere kleine Zellen, die aber an dem Aufbau des „hintern Sackes“ keinen wesentlichen Anteil nehmen (Fig. 15 bei *A*).

In dem Lumen dieses Drüsenabschnitts liegt an der Oberfläche der Zellen ein breiter Streifen von Excret (Fig. 15 *Sc*). Es bildet ein

enges Maschenwerk. Die Längsrichtung der Maschen ist parallel zur Wand des „hintern Sackes“. Meistens hat sich das Excret von der Wand abgelöst und steht nur noch durch eine Anzahl feinster Fäden mit derselben in Verbindung (Taf. 2, Fig. 16 *Se*). Diese Erscheinungen weisen darauf hin, daß das Excret ziemlich zähe und schwerflüssig ist. Mit Hämatoxylin färbt es sich intensiv blau.

Der „hintere Sack“ steht durch einen kurzen, ungefähr horizontal verlaufenden Kanal mit dem vordern Schalenraume in Verbindung (Fig. 16). Die Ausmündungsstelle liegt noch auf der innern Schalenlamelle. Der Ausführkanal besteht aus wenigen Hypodermiszellen, die dem Lumen zu von einer starken Cuticula ausgekleidet sind, die ihre ectodermale Herkunft verrät. Wahrscheinlich ist das Kanälchen als Einstülpung der innern Schalenlamelle entstanden (Fig. 15, Taf. 1 bei *A* u. Fig. 16, Taf. 2).

Der der Körperwand zugekehrte Teil des Kanals ist mit feinen dorsoventral verlaufenden Chitinlamellen besetzt. Dieselben befinden sich auch an der sich an diese Partie anschließenden Schalenwand vor (Taf. 2, Fig. 16 *L*). Unter den von mir untersuchten Arten fand ich diese Einrichtung nur bei *Cypris reptans*, einer Ostracoden-Art, die sich fast immer in dem Schlammte aufhält. Vielleicht soll sie verhindern, daß Sandkörnchen in die Drüse eindringen.

Wie schon kurz bemerkt wurde, hat CLAUD den Ausführkanal nicht gekannt. Er beschreibt zwar einen Fortsatz des hintern Sackes, der sich in den Körper und das Basalglied der 2. Antenne erstreckt, und glaubt, daß dieses Gebilde der Ausführkanal sei, der wohl an dem bei vielen Arten vorhandenen Höcker der 2. Antenne mündet. Hier hat sich CLAUD, wie aus obigen Angaben hervorgeht, geirrt. Es kommt vor, daß der „hintere Sack“ lange Fortsätze in den Tierkörper aussendet, aber einen in das Basalglied der 2. Antenne führenden Kanal konnte ich nie erkennen.

Unterhalb des Schleifenganges liegt der zweite Bestandteil der Drüse, das sogenannte Endsäckchen (Taf. 1, Fig. 14 *E*). Dieses ist nicht verzweigt und verästelt wie der erstere. Es besteht aus mehreren großen, kubischen meist scharf gegeneinander abgegrenzten Zellen (Fig. 14 *E*), die ein ziemlich langes, stets mit einem faserigen Excret erfülltes Lumen umschließen. Sowohl dem Lumen als auch dem Mesenchym zu weisen die Zellen scharfe Konturen auf.

Der hintere Teil des Endsäckchens geht in einen feinen Kanal über, der etwas länger ist als das Endsäckchen selbst und

der, wie der Schleifenkanal, in den „hintern Sack“ und zwar von außen her einmündet. Seine Wandung wird gebildet von einer feinen Protoplasmaschicht, in der ich keine Kerne vorfand. Sie ist als Fortsatz der hintersten Zellen des Endsäckchens zu betrachten.

Das Protoplasma der Zellen des Endsäckchens ist fein granuliert und mit Hämatoxylin tief blau färbbar und von einer großen Anzahl von Vacuolen durchsetzt. Für die Gestalt des basalen, ziemlich großen Zellkernes gilt dasselbe, was schon über die Kerne des Schleifenkanals gesagt wurde.

Cypris fuscata.

Die Schalendrüse von *Cypris fuscata* (Taf. 2, Fig. 17) weist im großen und ganzen dieselbe morphologische und histologische Beschaffenheit auf, wie die von *Cypris reptans*. Es ließen sich nur geringe Unterschiede feststellen.

Der Schleifenkanal (*Sch.* Fig. 17) ist nicht so stark entwickelt.

Das Endsäckchen *E* hebt sich nicht scharf von dem dorsalen Schleifengange ab, da die Tinktionsfähigkeit seiner Zellen fast genau dieselbe ist wie die der Zellen des Schleifenkanals (Taf. 2, Fig. 17). Auch sind die Zellen des Endsäckchens nicht immer scharf gegeneinander abgegrenzt. Die Hauptmerkmale, die die Zellen des Endsäckchens von denen des Schleifenkanals unterscheiden, sind die, daß ihre Kerne etwas kleiner sind und daß sie die zipfelförmigen Ausläufer nicht besitzen, die die Zellen des Schleifenkanals charakterisieren. — Der Ausführkanal des Endsäckchens in den „hintern Sack“ ist bei *C. fuscata* bedeutend kürzer als bei *C. reptans*. Nie fand ich auch das fasrige Excret, das im Endsäckchen und in seinem Ausleitungskanal von *C. reptans* stets vorhanden ist.

In den zahlreichen Vacuolen des hintern Sackes, der aus 5—6 großen Zellen besteht, befinden sich in fixiertem Zustande große hellgelbe bis rötlich-gelbe Granula von kugliger, spindelförmiger oder unregelmäßiger Gestalt (Taf. 2, Fig. 17 *Gr.*).

Cyprois monacha.

Auch die Schalendrüse von *Cyprois monacha* hat ihre charakteristischen Merkmale (Taf. 2, Fig. 18). Der Schleifenkanal ist verhältnismäßig kurz. Sein Lumen hat perlschnurartige Gestalt (Fig. 18 *Sch.*).

Das Endsäckchen liegt, wie CLATS ganz richtig beobachtet hat, vollständig vor dem Schleifenkanal. Es ist etwas länger als dieser und reicht bis zu seinem blinden Ende. Der Ausführkanal des End-

säckchens ist ungefähr gerade so lang wie dieses selbst, besitzt ein ziemlich weites Lumen und verläuft seiner ganzen Länge nach zwischen Schleifenkanal und der äußern Schalenwand (auf Fig. 18 nicht zu sehen).

Wie bei *C. reptans*, so zeichnet sich auch das Endsäckchen von *Cypris monacha* durch seine starke Tinktionsfähigkeit aus.

Die vorderste Zelle des Endsäckchens sendet einen bandförmigen Fortsatz aus (Taf. 2, Fig. 19), der sich an der Hypodermis der äußern Schalenlamelle anheftet.

Die Schalendrüse ist ein Excretionsorgan, und zwar enthalten alle drei Abschnitte verschiedene Ausscheidungsprodukte, wie z. B. auf Schnitten durch *Cypris fuscata* leicht zu sehen ist:

Der Schleifenkanal hat in seinem Lumen ein fein granuliertes, schwach färbbares Excret.

Das Endsäckchen produziert entweder, wie aus den Abbildungen zu schließen ist, ein zähes Excret (*C. reptans*, Taf. 1, Fig. 14), oder es ist im Präparat überhaupt kein Ausscheidungsprodukt zu erkennen (wie z. B. bei den andern von mir untersuchten Arten). Wahrscheinlich sondert dieser Abschnitt, wie WEISMANN bei *Leptodora hyalina* und CLAUS bei andern Daphniden annehmen, eine vorwiegend wässrige Substanz ab.

Der „hintere Sack“ der Schalendrüse hat eine doppelte Funktion:

1. scheidet er Excrete aus und
2. dient er als Reservoir.

Die Zellen des hintern Sackes können in fixiertem Zustande große Granula enthalten (*C. fuscata*, Taf. 2, Fig. 17). Diese Granula fand ich nie in dem Lumen des „hintern Sackes“ selbst. Dagegen liegt in dem Lumen dieses Drüsenteiles, an der Oberfläche der Zellen der oben beschriebene breite Streifen von Excret. Dieses ist als Umwandlungsprodukt der in den Zellen des „hintern Sackes“ vorhandenen Granula aufzufassen.

Zum Schlusse dieses Abschnitts sei es erlaubt, noch einige Bemerkungen zu machen über die Beziehungen der Schalendrüse der Ostracoden zu der Antennendrüse der übrigen Crustaceen. Wir verdanken GROBBEN die Beschreibung dieses Organs einer größern Anzahl Entomostraken und Malacostraken. Immer sind die beiden

Hauptabschnitte Harnkanälchen (= Schleifenkanal) und Endsäckchen zu unterscheiden. Der histologische Bau beider Teile ist verschieden.

Das Endsäckchen besteht aus einer größeren Anzahl niederer, vacuolenreicher Zellen. Das Harnkanälchen setzt sich bei den Entomostraken aus 3, bei den Malacostraken aus einer großen Anzahl von Zellen zusammen. Das Protoplasma der Zellen des Harnkanälchens weist meist eine zum Lumen senkrecht stehende Steifung auf.

Wenn auch der histologische Bau der Schalendrüse der Ostracoden von der Antennendrüse der übrigen Crustaceen bedeutend abweicht, so muß ich mich doch der Ansicht von CLAUS anschließen, „daß die Schalendrüse der Ostracoden der bei den Crustaceen soweit verbreiteten Antennendrüse entspricht“. Ich tue das auf Grund der obigen und der folgenden Ausführungen.

Wie bei der Antennendrüse der Entomostraken (auf frühen Entwicklungsstadien), so kann man an der Schalendrüse der Ostracoden stets Endsäckchen und Schleifenkanal deutlich erkennen. Ihre Mündung liegt, wie bei den übrigen Krebsen, unweit der Basis der 2. Antenne. Das Ende des Schleifenkanals erweitert sich bei den Muschelkrebschen stets zu einer Blase; es sind das Verhältnisse, wie wir sie z. B. bei *Mysis* und *Siriella* wiederfinden (GROBBEN, 1880).

Auch ist die Ausmündung des „hintern Sackes“, wie aus dem Bau des ausgebildeten Tieres zu schließen ist, stets von Hypodermiszellen gebildet, was bei *Gammarus marinus*, *Siriella*, *Mysis* u. a. ebenfalls der Fall ist.

Auffallend lang ist bei den Ostracoden im Gegensatz zu andern Krebsen der Verbindungskanal von Endsäckchen und Harnkanälchen. Denken wir uns bei *Siriella* den dorsalen Zipfel des Harnkanals sowie den Verbindungskanal von Endsäckchen und Harnkanal noch weiter ausgezogen, so entsteht ein Bild, das dem der Schalendrüse der Ostracoden auffallend ähnlich ist.

c) Maxillardrüse.

Über die Maxillardrüse der Crustaceen ist eine ziemlich umfangreiche Literatur vorhanden. Die ersten Angaben stammen von ZENKER (1854). Er gibt bei den Cyclopiden des süßen Wassers einen vielfach gewundenen Kanal an, dessen drüsige Beschaffenheit und Ausmündung ihm unbekannt blieben.

FR. LEYDIG beschreibt den morphologischen Bau derselben Drüse einer andern Copepoden-Art, von *Canthocamptus staphylinus*. Auch er

gibt die Ausmündung nicht an und spricht sich nicht über die Funktion der Drüse aus.

Einen eingehenden Bericht über die Schalendrüse eines Branchiopoden, *Leptodora hyalina*, gibt WEISMANN (1874). Er beschreibt den morphologischen und histologischen Bau der Drüse und läßt ihr die Funktion einer Niere zukommen.

Den ungefähr zur selben Zeit erschienenen Arbeiten von CLAUS verdanken wir die Kenntnisse über die Maxillardrüse anderer Daphniden.

Bei allen hier erwähnten Entomostraken sind an der Maxillardrüse 2 Hauptteile zu unterscheiden:

1. der ampullenförmige, blindendigende Sack, das Endsäckchen,
2. der Schleifenkanal oder das Harnkanälchen mit der Ausmündung.

Über die Maxillardrüse der Ostracoden konnte ich keine Angaben finden. CLAUS (1895) beschreibt einen Zellenkomplex an der Basis der 2. Maxille als Maxillardrüse, die, falls sie einem Nephridium entspricht, den Schleifenkanal verloren hätte. Doch ist diese Drüse, wie wir im Verlauf dieser Abhandlung noch sehen werden, nicht der Maxillardrüse der Entomostraken homolog.

Die Muschelkrebse des Süßwassers zeichnen sich vor den Entomostraken und Malacostraken durch den Besitz von 3 Excretionsorganen aus. Während die Entomostraken im ausgebildeten Zustande nur eine Maxillardrüse und die Malacostraken nur eine Antennendrüse aufweisen, besitzen die Ostracoden als Excretionsorgane eine Drüse im Segment der 1. und eine in dem der 2. Antenne, ferner eine Drüse an der Basis der 1. Maxille.

Die Maxillardrüse der Ostracoden hat außerordentlich viel Ähnlichkeit mit der der Daphniden und mit der, allerdings nur in Jugendstadien auftretenden, Antennendrüse der Copepoden. Sie liegt vollständig im Körper, direkt hinter dem von CLAUS als Maxillardrüse beschriebenen, stark tingierbaren und deshalb sofort in die Augen fallenden Zellenkomplexe. Sie besteht wie die Antennendrüse aus 2 Teilen:

1. dem Endsäckchen (Taf. 2, Fig. 21, 22),
2. dem Schleifen- oder Harnkanal.

Cypris fuscata.

Das Endsäckchen zieht von dem Körperinnern etwas schief nach hinten der äußern Körperwand zu. Das blinde Ende liegt dorsalwärts, die Ausmündung dagegen ventralwärts. Das Endsäckchen besteht aus wenigen Zellen, die kuppenförmig in das Lumen vorspringen und die an ihrer Basis scharf gegen das Mesenchym abgegrenzt sind (Taf. 2, Fig. 20). Das Protoplasma ist fein granuliert, an der Basis gewöhnlich dichter als am distalen Teile, und besitzt eine große Anzahl von Vacuolen, die mit stark lichtbrechenden Granula gefüllt sind (Fig. 20, vgl. auch Fig. 22 *E*). Der Zellkern ist rund oder oval und läßt eine deutliche Kernmembran erkennen.

Das blinde Ende des Endsäckchens besitzt einige Ausläufer, die an der Hypodermis befestigt sind (Taf. 2, Fig. 21; vgl. Fig. 22). Mehrere Male schien es mir, als ob die Befestigung durch Mesenchymstränge vermittelt würde, die vom Endsäckchen zu der Hypodermis ziehen (*Cypris monacha*, Taf. 2, Fig. 25).

Der der Medianebene zugewandte Teil des Endsäckchens weist 2 Ausbuchtungen auf. Die eine reicht nach hinten (Fig. 20 *h*), die andere nach vorn (*v*). An diesen Ausbuchtungen sowie an der obern Partie der vordern Wand entspringt eine Anzahl sehr feiner Muskelfasern; diese vereinigen sich zu einem Muskelbündel, das sich an einem Ausläufer des Entoskelets anheftet (Taf. 2, Fig. 20 *M*). Durch Kontraktion des Muskels *M* wird das Endsäckchen verlängert, da es an seinem blinden Ende festgeheftet ist, und das Lumen wird verengert. Durch diesen Vorgang wird das Excret in den Schleifenkanal gepreßt. Fig. 20 und Fig. 21, Taf. 2 zeigen die Maxillardrüse von *Cypris fuscata* auf ungefähr gleichgeführten Schnitten. Fig. 20 ist das Bild der Drüse in nicht kollabiertem Zustande. Die Zellen springen weit in das Lumen vor und sind dicht mit Granula gefüllt. Fig. 21 dagegen zeigt die kollabierte Maxillardrüse. Sie ist sehr langgezogen. Die Zellen sind nieder und arm an Granula.

Der Hals des Endsäckchens geht in den röhrenförmigen Schleifenkanal über (Taf. 2, Fig. 20 u. 21 *Sch*, Fig. 22). Dieser zieht eine kurze Strecke nach innen, macht dann eine scharfe Biegung und wendet sich der äußern Körperwand zu (hinterer Schenkel). Ohne diese ganz zu erreichen, macht er nochmals eine scharfe Wendung und geht in den zweiten Schenkel über,

Der neben dem ersten herläuft und sich bis in die Nähe des Entoskelets erstreckt. Hier macht das Harnkanälchen eine dritte und letzte Biegung, zieht ventralwärts und mündet dann nach außen in eine kleine Einstülpung der Körperwand hinter der Maxille. Der Schleifenkanal liegt etwas höher als das Endsäckchen; er besitzt ein röhrenförmiges Lumen, das anfangs ziemlich weit ist, der Ausmündung zu aber etwas enger wird (Taf. 2, Fig. 21, 22).

Der Hauptsache nach besteht er aus 3 großen, sehr niedern Zellen, deren Kerne an der 2. Umbiegungsstelle liegen (Taf. 2, Fig. 23). Dazu kommen noch 1 oder 2 kleinere Zellen, die sich in der Nähe der Ausmündung befinden.

Das Protoplasma dieser Zellen färbt sich stärker als das des umliegenden Mesenchyms. An manchen Stellen war auch eine radiale Streifung des Protoplasmas deutlich zu erkennen (Fig. 23).

Diese 3 Zellen bilden also die niedere Wandung des Harnkanälchens, die noch von einer zweiten, der erstern dicht anliegenden, bedeutend dickern und etwas schwächer tingierbaren mesenchymatischen Hülle wie von einer Scheide umgeben wird (Taf. 2, Fig. 23 u. 24). Sehr oft ist das Protoplasma beider Zellenlagen genau gleichgefärbt. Auch setzt sich die mesenchymatische Scheide gegen das Körpermesenchym scharf ab. So kommt es, daß bei nicht ganz gut fixierten und gefärbten Präparaten die Grenze zwischen dem eigentlichen Harnkanälchen und der mesenchymatischen Scheide nicht zu erkennen ist und die Scheide als Wand des Harnkanälchens erscheint (z. B. Fig. 22). Die 3 Kerne des Harnkanälchens sind etwas kleiner als die der Hülle.

Das Lumen des Harnkanälchens ist von einem ca. $1\frac{1}{2} \mu$ hohen Stäbchensaume ausgekleidet (Taf. 2, Fig. 21, 23, 24 *St*), der im wesentlichen dieselbe Gestalt hat wie der dem Darmepithel der Ostracoden aufliegende Stiftchensaum. An der Basis des Saumes ist bei Anwendung verschiedener Hämatoxylinfarbstoffe deutlich ein blauer Streifen zu erkennen, der nicht von einheitlicher Natur ist, sondern aus lauter Körnchen zusammengesetzt erscheint. Dieser blaue Streifen ist wohl nichts anderes als die Gesamtheit der sich an der Basis der Stäbchen befindenden Basalkörperchen (Fig. 23, 24).

Cypris reptans.

Die Maxillardrüsen der einzelnen Ostracoden-Species zeigen eine außerordentlich große Übereinstimmung, sowohl in ihrem histologischen als auch morphologischen Bau. Ich kann mich deshalb

darauf beschränken, auf die kleinen Unterschiede aufmerksam zu machen, die sich bei den untersuchten Arten vorfinden.

Das Endsäckchen von *Cypris reptans* hat ziemlich große, kuppenartig in das Lumen vorspringende Zellen (Taf. 2, Fig. 22). Das Protoplasma enthält wenige, aber sehr große Vacuolen, die in ihrem Innern einen aus groben Granula bestehenden Excretballen bergen. Häufig wird die Gestalt des Kernes durch die großen Vacuolen stark beeinträchtigt, so daß er oft eine bizarre Form annimmt. Nicht selten kommt es vor, daß auf den feinen Vacuolenwänden Stücke von Zellkernen liegen (Fig. 22).

An dem Schleifenkanal von *C. reptans* konnte ich die die Wandung bildenden 3 Zellen nicht deutlich nachweisen, da ihre Protoplasmafärbung fast genau dieselbe ist wie die der mesenchymatischen Scheide. Doch gelang es mir einigemal, in der Nähe der Ausmündung die beiden Zellarten zu unterscheiden (Fig. 22 bei 0), so daß ich nicht im Zweifel bin, daß auch bei *C. reptans* die niedere Zellschicht des Harnkanälchens vorhanden ist, die von einer ansehnlichen mesenchymatischen Hülle umgeben wird.

Cypris monacha.

Bei *C. monacha* ist die Maxillardrüse im ganzen so beschaffen wie bei *C. reptans*. Der geringen Größe des Tieres entsprechend ist auch die Maxillardrüse von *C. monacha* sehr klein. Auffallend groß sind bei diesem Tiere die weit in das Lumen vorspringenden Zellen des Endsäckchens (Taf. 2, Fig. 25).

Wie schon in der Einleitung dieses Abschnitts angedeutet wurde, stellt diese Drüse, die wie die Drüse der 1. Antenne noch nicht bekannt war, das 3. Excretionsorgan der Ostracoden dar.

6. Maxillarfußdrüse.

(Kieferfußdrüse.)

Die Drüse an der Basis der 2. Maxille wird zum ersten Male erwähnt von CLAUS (1895). Er unterscheidet an diesem Organ 3 Lappen, „welche seitlich in den langgestreckten Drüsengang übergehen. Dieser erstreckt sich in den Schaft des Maxillarfußes und endet unmittelbar über dem dorsalen Ende der reduzierten Fächerplatte“. Die Drüse selbst besteht nach oben genanntem Untersucher aus vielen, nicht deutlich gegeneinander abgegrenzten Zellen, deren

basale Kerne von sehr verschiedener Größe sind. Diese Erscheinung sucht er durch amitotische Kernteilung zu erklären. Ein scharf begrenztes Lumen konnte er nie deutlich erkennen.

Aus dem Schlußsatz seiner Ausführungen: „Der Typus einer schleifenförmig gewundenen Drüse würde also, falls wir es wirklich mit dem zweiten Nephridium zu tun haben, verloren gegangen sein,“ kann man schließen, daß CLAUS über die Bedeutung dieses Organs nicht ganz im klaren war.

Vorliegende Untersuchungen zeigen, daß die Drüse an der Basis der 2. Maxille bei den einzelnen Ostracoden-Arten sehr verschieden gebaut und für jede der untersuchten Species ganz charakteristisch ist. Um das zu besprechende Organ scharf von der Maxillardrüse (= dem 3. Nephridium) zu unterscheiden, möge es mit dem etwas schwerfälligen Namen Maxillarfußdrüse bezeichnet werden, wodurch zum Ausdruck kommen soll, daß es an der Basis der 2. Maxille oder, besser gesagt, des Maxillarfußes liegt.

Cypris fuscata.

Die Maxillarfußdrüse von *Cypris fuscata* besteht im Gegensatz zu der von *C. reptans* und einiger andern von CLAUS beschriebenen Arten nicht aus 3 Lappen, sondern aus 2 (Taf. 2, Fig. 26): 1. einem dorsomedianen (Fig. 26 *d*) und 2. einem ventrolateralen (Fig. 26 *v*).

Der dorsomediane Teil der Maxillardrüse liegt direkt über der ventralen Bauchganglienmasse und stößt mit dem entsprechenden Lappen der andern Seite in der Medianebene zusammen (Fig. 26 *d* u. *d*₁) [letzteres ist auf Fig. 26 nicht zu sehen!].

Der ventrolaterale Lappen (Fig. 26 *v*) schließt sich dem erstern unmittelbar an, liegt aber etwas weiter nach hinten und erstreckt sich mit seinem distalen Teile in den Schaft der 5. Extremität.

Beide Lappen stellen je ein Syncytium dar und können miteinander durch große Vacuolen in Verbindung treten (s. Taf. 2, Fig. 27). Die dunkel tingierbare, fein granulierte, mit Vacuolen reich angefüllte Protoplasmamasse wird von einem sehr feinen, scharf hervortretenden Saume umhüllt. In dem zentralen Teile des Protoplasmas eines jeden Lappens ist eine kleine Anzahl von Kernen, die in Gestalt und Größe außerordentlich variieren (Taf. 2, Fig. 26). Die Bilder lassen auch hier wieder vermuten, daß die Kerne in einzelne Stücke zerfallen, eine

Erscheinung, die man bei secernierenden Zellen häufig beobachten kann.

Von dem dorsomedianen Lappen (*d*, Fig. 26) zieht ein äußerst feines Kanälchen (*k*, Fig. 26) in den basalen Teil des Maxillarfusses und mündet an der Basis eines mit Borsten besetzten Höckers (*F*) des Maxillarfusses, d. i. zwischen der reduzierten Fächerplatte und dem hintern Teile des Maxillarfusses.

Das Protoplasma dieses Kanälchens ist sehr dicht; es färbt sich noch dunkler als das der Drüse und zeigt einen Stich ins Rote. Um das Kanälchen liegen, wie Fig. 26 zeigt, 3 Kerne. 2 sind ziemlich groß, der 3. (*K*) dagegen ist sehr klein und liegt, so gut ich beobachten konnte, vollkommen in dem Protoplasma des Kanälchens. Dieser ist wohl der Kern der einzigen das Kanälchen bildenden Zelle.

In dem ventrolateralen Lappen der Drüse konnte ich übrigens, ganz nahe dem Beginn des feinen Kanälchens, ein Kränzchen dichtern Protoplasmas erkennen, das dieselbe Färbung aufwies wie das Protoplasma des Ausführkanälchens. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß auch dieser Lappen direkt mit dem Rührchen in Verbindung steht.

In den Maxillarfuß tritt auch ein ansehnlicher Ganglienstrang ein, der von der ventralen Ganglienmasse (*G*, Fig. 26, Taf. 2) entspringt und auf eine kurze Strecke neben dem feinen Ausführkanälchen der Maxillarfußdrüse herläuft (Fig. 26 bei *F*): er spaltet sich schon frühzeitig in einzelne Nervenstränge, die in die verschiedenen Teile des Maxillarfusses gehen, um Tastborsten zu versorgen.

Cypris reptans.

Schon CLAUS hat bei verschiedenen Ostracoden festgestellt, daß die Maxillardrüse aus 3 Lappen besteht. Dies ist auch bei *Cypris reptans* der Fall. Man kann unterscheiden: 1. zwei laterale (Taf. 2, Fig. 27 *ol* u. *ul*) und 2. einen medianen Teil (*m*).

Der obere laterale Lappen (*ol*) reicht ziemlich weit nach vorn. Diesem liegt der untere laterale Lappen an, der sich in die Basis des Maxillarfusses erstreckt (*ul*). Der 3. liegt median, schließt sich den beiden ersten Teilen direkt an und dehnt sich nach hinten aus. Er liegt über der ventralen Brustganglienmasse und stößt mit dem entsprechenden Teile der andern Seite fast seiner ganzen Länge nach in der Medianebene zusammen (Fig. 27 *m*). In Fig. 27 ist der mediane Lappen nur angeschnitten.

Der histologische Bau der Drüse ist im wesentlichen derselbe wie bei *C. fuscata*.

Die 3 Lappen dieses Organs stehen miteinander durch große Vacuolen im Zusammenhang (V, Fig. 27, Taf. 2). Den feinen Ausführkanal konnte ich bei *C. reptans* nicht entdecken.

Cyprois monacha.

Die Maxillarfußdrüse der Ostracoden ist für die einzelnen Species so charakteristisch, daß man sie geradezu als systematisches Merkmal verwerten könnte. Wie *Cypris reptans*, so zeigt auch *Cyprois monacha* die Zergliederung der Drüse in 3 Lappen (Taf. 2, Fig. 28). Auf Längsschnitten durch die Drüse (wenn der Maxillarfuß an den Körper angezogen ist und wenn die Serie von der Ventral- nach der Dorsalseite durchgeführt wird) trifft man zuerst 2 Lappen (v_1 u. v_2), die einander dicht anliegen. Weiter dorsalwärts liegt der 3. Lappen (d), der sich von oben zwischen die beiden ersten einkeilt. Wahrscheinlich entspricht der Lappen v_1 dem Lappen ul , v_2 dem Lappen ol und d dem medianen Teile m derselben Drüse von *Cypris reptans*.

Die Maxillarfußdrüse von *Cyprois monacha* ist sehr klein und liegt fast vollkommen in dem Schafte des Maxillarfußes. Den Ausführkanal konnte ich nicht sicher erkennen, obwohl ich eine große Anzahl von Schnittserien durchsah. Er ist wohl auch bei *Cyprois monacha* so fein, daß er nur dann wahrgenommen werden kann, wenn er seiner ganzen Länge nach geschnitten ist. Die Histologie der Drüse bietet nichts Neues, so daß dieselbe vollständig übergangen werden kann.

Eurycypris pubera.

Gegenüber der Maxillarfußdrüse der besprochenen Arten weist die von *Eurycypris pubera* besonders in ihrem histologischen Bau ganz bedeutende Unterschiede auf. Wohl kann man auch an ihr 3 Lappen unterscheiden: 1. einen medianen (Taf. 2, Fig. 29 m) und 2. zwei laterale (vl u. hl).

Alle 3 Teile sind ziemlich groß, besitzen länglichrunde Form und stoßen an ihrem basalen Teile kleeblattartig zusammen. Der hintere, laterale Lappen (hl) sendet einen langen, zungenförmigen Fortsatz in den Schaft des Maxillarfußes. Leider war es mir auch

hier unmöglich, den Ausleitungskanal festzustellen. Die Maxillarfußdrüse von *Eurycypis pubera* weist mehrere Anzeichen auf, die dafür sprechen, daß sie — wie CLAUS auch annimmt — in der Tat vielzellig ist. Der Drüsenwand liegen eine große Anzahl kleiner Kerne auf, die oft dicht zusammengedrängt sind. Ihre Gestalt ist fast immer kuglig oder eiförmig; sie enthalten wenig Chromatin. Dagegen findet sich stets mindestens ein Nucleolus vor.

Das Protoplasma ist sehr vacuolenreich. An der Wand der Drüse ist es dicht und stark tingierbar. Im zentralen Teile ist es aber sehr voluminös und kaum färbbar. Die Grenze zwischen basalem, dichtem und zentralem, voluminöserm Teile ist an manchen Stellen ziemlich scharf (Taf. 2, Fig. 29).

Die Funktion der Maxillarfußdrüse ist schwer festzustellen. Im morphologischen Bau sowie in der Beschaffenheit des Protoplasmas hat das Organ etwas Ähnlichkeit mit der Lippendrüse. Es wäre wohl möglich, daß die Maxillarfußdrüse ein Secret ausscheidet, das bei der Nahrungsaufnahme irgendeine Rolle spielt.

Excretorische Funktion ist dem Organ, nach dem ganzen morphologischen und histologischen Bau, wohl abzusprechen.

7. Der weibliche Copulationsapparat.

Große Schwierigkeiten bereitet die Untersuchung des weiblichen Copulationsapparats. An Totalpräparaten des Tieres ist nur sehr wenig zu sehen. Die Bilder, die wir durch Serienschritte erhalten, sind zum Teil recht unklar, da die Übersicht gestört wird durch die große Anzahl der Schnitte durch den feinen, in viele Windungen aufgerollten Kanal, der von der Vagina zum Receptaculum seminis führt. Einigemal gelang es mir, die Vagina samt Copulationsblase und Anhangsdrüse mit Nadeln herauszupräparieren. Es ergänzten sich Schnitte und Totalpräparate so gut, daß ich zu sichern Resultaten kam.

Die erste Arbeit, die den weiblichen Copulationsapparat behandelt, stammt von ZENKER (1854). In wenigen Sätzen beschreibt er im allgemeinen ganz richtig den morphologischen Bau des weiblichen Copulationsapparats: „Dicht vor der Ausmündung der Eiröhren befinden sich die beiden hornigen Vaginen. Sie bestehen aus einem langen becherförmigen Napf, der von einem langen hornförmigen Bogen aus bewegt werden kann. Dieser Napf verengt sich

an seinem Grunde zu einem Kanal, der sich in eine große Anzahl von Schlingen aufrollt und in die aus einer zarten, aber festen Wandung bestehende Samentasche ausmündet.“

Der Mündungsstelle des Ausführerganges gegenüber soll auf der Wand des Receptaculum eine 6—8strahlige Narbe liegen. ZENKER bezeichnet diese Partie als Endstelle des Schlauches, aus dem sich Blase und Kanal entwickelt haben (in: Arch. Naturgesch., Jg. 1854, p. 43). Welches Organ ZENKER unter einer „zelligen Drüsenmasse“ versteht, die den zur Samenblase führenden Kanal rings umgibt, ist mir nicht klar. Vielleicht traf er bei der Sektion der weiblichen Tiere die Copulationsdrüse oder hielt die den Spiralkanal bildenden Epithelzellen für Drüsenzellen.

MÜLLER (1880) befaßt sich kurz mit der Beschreibung des Copulationsapparats weiblicher Ostracoden, trägt aber zur Erweiterung der Kenntnisse nicht viel bei. Ich möchte nun versuchen, die kurze Beschreibung ZENKER's durch eigene Beobachtungen zu ergänzen. Mit Hilfe einer großen Anzahl von Schnittserien gelang es mir, den Zusammenhang zwischen den einzelnen Teilen des Copulationsapparats herzustellen. Mit der Totalpräparation allein ist dieses Ziel kaum zu erreichen.

Der größte Teil des paarigen Copulationsapparats liegt, wie aus Fig. 34, Taf. 2 deutlich zu ersehen ist, in je einer seitlichen Aussackung der ventralen Körperwand. Die äußere Wand dieser Aussackung ist durch eine Chitinplatte verstärkt (Fig. A *P* u. C *P*). Auch auf der der Medianebene zugewandten Fläche ist Chitin abgelagert, so daß der Copulationsapparat gut gegen Verletzungen geschützt ist (Fig. C *P*). Beim Herauspräparieren des Copulationsapparats löst sich der chitinige Teil der Haut ab und ist stets als Platte von konstanter Form erkenntlich (Fig. A *P*). Der Copulationsapparat besteht, wie Fig. A zeigt, aus 3 Hauptteilen:

1. der Vagina (*Vg*),
2. dem Spiralkanal mit dem Receptaculum seminis (*S*, Fig. 30 u. 34, Taf. 2).
3. der in die Vagina mündenden Copulationsdrüse (Fig. A *D*).

Die beiden Scheiden (*Vg*, Fig. A) der Ostracoden liegen vor und etwas nach außen von der Ausmündung der ebenfalls paarigen Uteri, symmetrisch zu der Medianebene. Es mögen zuerst die Verhältnisse geschildert werden, wie sie sich bei

Cypris reptans

vorfinden und wo sie sich verhältnismäßig klar präsentieren. Die Vagina (*Vg*, Fig. A) dieses Muschelkrebsses ist ein chitiniges, löschhornförmiges Gebilde, dessen weite, distale Öffnung (*O*) nach hinten gerichtet ist. Ihr Rand ist durch dicke Chitinleisten verstärkt. In ihren höhern Partien besteht sie im wesentlichen aus zwei kräftigen Chitinstücken, die vorn und hinten gelenkartig durch schwache Spangen miteinander verbunden sind. Diese Einrichtung zeigt Fig. 31, Taf. 2, die einen Schnitt durch den obren Teil der Vagina darstellt. An den proximalen, medianen Teil der Scheide setzt sich mittels komplizierter, schwer beschreibbarer Apparatur eine

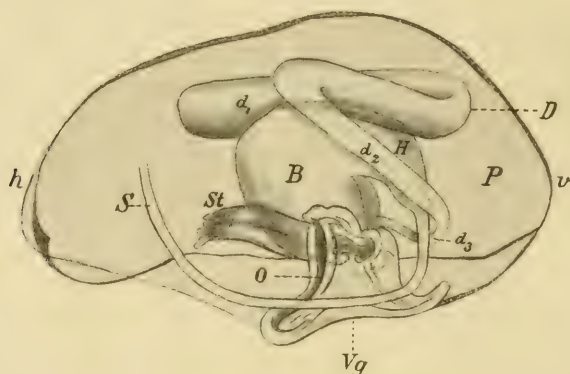


Fig. A.

Der weibliche Copulationsapparat von *Cypris reptans* (halbschematisch). ca. 200 : 1.

Vg Vagina. *O* Öffnung derselben. *St* Chitinstange. *B* Copulationsblase. *H* hornförmiger Abschnitt derselben. *S* Spiralkanal. *P* Chitinplatte. *D* Copulationsdrüse. *d*₁, *d*₂, *d*₃ die einzelnen Abschnitte derselben. *v* vorn. *h* hinten.

kräftige, breite, nach hinten sich erstreckende Chitinstange an (*St*, Fig. A). An ihrem freien Ende ist eine große Anzahl von Höckern, die zahlreichen Muskeln als Ansatzstellen dienen (bei *St*). Diese ziehen nach der äußern, ventralen, chitinierten Körperwand und inserieren um die Vagina (Fig. C).

Das proximale Ende der Scheide geht in eine ansehnliche Copulationsblase über (*B*, Fig. A). Diese ist eine Einstülpung des Ectoderms mitsamt der darunter liegenden Cuticula (Taf. 2, Fig. 32 *B*). Letztere ist sehr stark verdickt und stellt die Wand der Blase dar. Eine feinere Struktur ist an ihr nicht zu erkennen.

Mit Hämatoxylin färbt sie sich blau. Der cuticularen Wandung liegt ein Belag niederer Zellen auf, die dieselbe Beschaffenheit aufweisen wie die Zellen der Hypodermis (Fig. 32). Muskulatur konnte ich an der Blase nicht erkennen.

Der dorsale Teil der Blase besitzt einen zipfelförmigen, nach vorn gerichteten Anhang (Fig. A H). Dieser hat die Gestalt eines Hornes, dessen Spitze nach unten gerichtet ist und allmählich in den langen und engen Spiralkanal übergeht.

Der Spiralkanal umschlingt in großem Bogen die Copulationsblase, zieht dann der äußern Körperwand zu und bildet eine große Anzahl von Schlingen, die in einem dichten Knäuel beisammen liegen (Taf. 2, Fig. 30). Er zieht hierauf der Medianebene zu und erweitert sich kurz vor seinem Eintritt in das Receptaculum seminis zu einem sehr kurzen, drüsigen Abschnitt (Taf. 3, Fig. 35 S). Über die Form und den histologischen Bau der Samentasche wird noch bei *Cypreis monacha*, wo die Verhältnisse sehr deutlich sind, näher die Rede sein. Der lange, enge Spiralkanal hat einen Durchmesser von nur ca. 5 μ . Er wird gebildet von einer Schicht niederer Zellen, die nicht scharf gegeneinander abgegrenzt sind, aber gegen das Bindegewebe deutliche Konturen aufweisen. Dem Lumen zu sind sie von starken Cuticula ausgekleidet (Taf. 2, Fig. 33 u. 30). Der Teil des Kanals, der knäuelartig aufgerollt ist, läßt die Zellwandungen an keiner Stelle mehr scharf konturiert erkennen. Die Bilder machen den Eindruck, als wäre ein spiral aufgerolltes, cuticulares Kanälchen in eine einheitliche, fein granulierte Protoplasamasse eingebettet (Fig. 30). Die einzelnen Zellkerne liegen der cuticularen Wand dicht auf.

Die Erweiterung des Kanals kurz vor der Einmündung in das Receptaculum seminis besteht aus hohen Zellen, die keine deutlichen Zellgrenzen erkennen lassen. Es finden sich wohl einige hellere Streifen im Protoplasma vor (Taf. 3, Fig. 35). Ein Teil derselben bezeichnet wahrscheinlich auch die Stellen, an welchen die Zellgrenzen durchgehen.

Das fein granulierte Protoplasma dieser Zellen weist eine deutliche Differenzierung auf in eine basale und distale Zone (Taf. 3, Fig. 35 R; vgl. auch Taf. 2, Fig. 34 R). Die erstere färbt sich mit Hämatoxylin blau, die letztere dagegen mit Pikrokarmín rot. Der rundliche, basal gelegene Kern weist eine deutliche Kernmembran auf.

Die beiden kurzen Endabschnitte der Kanäle der beiden Seiten liegen in ihrer Längsrichtung einander eng an (Fig. 35). Sie gehen

in die beiden Receptacula seminis über, die sich in der Medianebene ihrer ganzen Länge nach berühren (Fig. 35).

Ein zu dem Copulationsapparat gehöriges, sofort in die Augen fallendes Gebilde ist die Copulationsdrüse (Fig. A D). Sie besteht aus 3 Abschnitten:

1. dem weitaus größten, drüsigen Abschnitt (Fig. A d_1).
2. dem Leitungskanal (d_2),
3. dem Ausführkanal (d_3).

Der drüsige Abschnitt erreicht einen Durchmesser von ca. 30—40 μ . Er liegt ungefähr horizontal und umschlingt den obern und vordern Teil der Copulationsdrüse halbmondförmig und setzt sich dann nahe der Medianebene nach hinten fort. Das blinde Ende liegt hinter der Copulationsblase. Die Zellen erreichen eine bedeutende Größe und springen manchmal so weit in das Lumen vor, daß es fast ganz verschwindet. An ihrem basalen Teile sind sie durch eine feine, aber scharf konturierte Basalmembran (M , Fig. 36, Taf. 3) gegen das Bindegewebe abgegrenzt. Die Zellgrenzen sind deutlich erkennbar. Das Protoplasma ist regelmäßig und fein granuliert; am basalen Teile der Zellen ist es häufig etwas dichter und deshalb stärker tingierbar (Fig. 36). Die Längsrichtung der ganz an der Basis der Zellen gelegenen Kerne ist im allgemeinen senkrecht zu der der Zellen (Fig. 36). An der Wand des Kernes liegt ein großer, manchmal auch mehrere kleine Nucleolen.

An der äußern Wand der Copulationsblase geht die Drüse in den bedeutend engern (20—25 μ), in gerader Richtung nach unten ziehenden Leitungskanal (Fig. A d_2) über. Die Zellen dieses Abschnitts sind mäßig hoch und nur ganz undeutlich gegeneinander abgegrenzt. Der mit einem wandständigen Nucleolus versehene ovale Kern liegt meist zentral. Das Protoplasma hat eine ganz andere Beschaffenheit als bei den Zellen des drüsigen Teiles. Während es dort fein, regelmäßig granuliert ist (Fig. 36), bildet es hier ein ausgesprochenes Filar- oder Netzwerk (Taf. 3, Fig. 37). An der Basis sind die Maschen sehr eng und klein, am distalen Ende dagegen sehr weit und groß. Es ist deshalb das Protoplasma an dem basalen Teile der Zellen dichter und stärker färbbar als an ihrem distalen. Die Maschen sind mit ihrer Längsrichtung radial angeordnet, und dem Lumen zu sind sie von einem feinen dichten Saum abgegrenzt. Auch die schon bei dem drüsigen Abschnitt erwähnte Basalmembran ist deutlich zu erkennen.

Der Leitungskanal (d_2) geht nahe der ventralen Körperwand in einen kurzen, engen cuticularen Kanal d_3 über, der mit dem Spiralkanal in seiner Weite und in seinem histologischen Bau große Übereinstimmung zeigt (Taf. 3, Fig. 37 d_3 , Fig. A d_3). Dieser Kanal biegt sofort der Medianebene zu um, geht vor der Scheide durch und zieht dann, dieser fast anliegend, eine kurze Strecke nach hinten. Dann macht er nochmals eine scharfe Biegung und mündet in eine kleine Aussackung der Copulationsblase, indem er die mediane Chitinplatte der Vagina durchbohrt (Taf. 2, Fig. 31 d_3 ; Fig. 32 d_3 ; Fig. A d_3). Er ist bis zur innern Chitinleiste (Vg, Fig. 31, Taf. 2) ohne große Schwierigkeit zu verfolgen. Die Einmündung ist nur sehr selten zu erhalten, weil der Kanal äußerst fein und meist nur auf einem Schnitt enthalten ist und ferner weil die Schnitte in dieser Gegend gewöhnlich wegen des harten Chitins zerreißen.

Cypris fuscata.

Der Copulationsapparat von *Cypris fuscata* ist im Prinzip genau so gebaut wie der von *C. reptans*, unterscheidet sich aber wesentlich von diesem in der Ausbildung der einzelnen Teile. Die Vagina ist bei weitem schwächer gebaut.

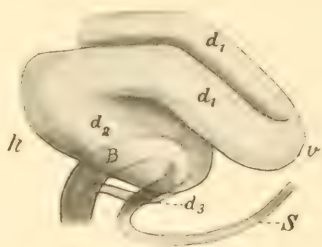


Fig. B.

Der weibliche Copulationsapparat von *Cypris fuscata* (schematisch). ca. 200:1.
Bezeichnungen wie in Fig. A.

Von einer eigentlichen Copulationsblase kann man bei *C. fuscata* (Fig. B) deswegen nicht sprechen, weil die Scheide direkt in einen röhrenförmigen Kanal übergeht, der an seiner Basis keine blasenförmige Erweiterung aufweist. Dennoch soll der Begriff Copulationsblase in den folgenden Ausführungen beibehalten werden. Die Copulationsblase erstreckt sich zuerst nach vorn, biegt dann der Medianebene zu, zieht hierauf in einem großen Bogen ventralwärts und der äußern Körperwand zu und geht allmählich in den

feinen Spiralkanal über, der sich in der schon beschriebenen Weise aufrollt (Taf. 2, Fig. 34 S; vgl. auch Fig. 30). Der Spiralkanal ist etwas weiter als bei *C. reptans*, und seine Windungen sind weniger zahlreich.

Die stark ausgebildete Copulationsdrüse (Fig. B d_1 , d_2 , d_3) mündet in eine kleine sackförmige Ausstülpung der Copulationsblase, indem sie die ansehnliche, median gelegene Chitinmasse der Vagina durchbohrt. Die eigentümliche Gestalt der Copulationsblase bestimmt wesentlich den Bau der Copulationsdrüse. Da die Copulationsblase sehr niedrig ist, kommt der Leitungskanal (d_2 , Fig. B und Taf. 3, Fig. 38) sehr nahe zu den beiden dorsalen Schenkeln (d_1 derselben Fig.) zu liegen.

Der bei *C. reptans* deutlich differenzierte Leitungskanal ist bei *C. fuscata* sehr weit und besitzt auch secretorische Funktion (Fig. 38 d_2). Bei schwacher Vergrößerung hat er anscheinend denselben histologischen Bau wie die beiden Schenkel d_1 . Bei starker Vergrößerung sind aber Unterschiede erkenntlich, die später beschrieben werden sollen. Im Gegensatz zu *C. reptans* weist die Copulationsdrüse von *C. fuscata* ein ziemlich weites Lumen auf. Auch die Form der Drüse unterscheidet sich wesentlich von der bei *C. reptans*, wie aus dem Folgenden, aus der Fig. B und aus Fig. 38, Taf. 3 zu ersehen ist:

Die Drüse hat kurze, gedrängte Gestalt (Fig. B). Das blinde Ende des medianen Abschnitts liegt dem hintern Körperende zu. Der Drüsenschlauch zieht nach vorn, macht eine sehr scharfe Biegung und läuft dicht neben dem medianen Schenkel nach hinten. Nun macht der Kanal nochmals eine scharfe Wendung und zieht nach vorn (d_2). Dieser Abschnitt (d_2) liegt seiner ganzen Länge nach ventral von den beiden ersten Schenkeln (d_1). Er geht in ein kurzes, cuticulares Röhrchen d_3 über, das einen ganz ähnlichen Verlauf hat wie das Ausführkanälchen von *C. reptans* und in die Copulationsblase einmündet (Taf. 2, Fig. 31 d_3).

Die beiden ersten Schenkel d_1 der Copulationsdrüse entsprechen dem bei *C. reptans* als „drüsiger Abschnitt“ bezeichneten Teile des Organs. Der 3. Schenkel d_2 entspricht, wie aus dem histologischen Bau zu schließen ist, dem Leitungskanal von *C. reptans*.

Der histologische Bau des Abschnitts d_1 ist fast genau derselbe wie bei *C. reptans*. Die Zellen sind etwas niedriger und umschließen ein bedeutend weiteres Lumen (vgl. Taf. 3, Fig. 38 mit Fig. 36). Das Protoplasma ist fein granuliert und enthält einen ovalen Kern,

dessen Längsrichtung (wie bei *C. reptans*) senkrecht zur Längsrichtung der Zelle ist (Fig. 38 d_1).

Der histologische Bau des weiten zweiten Teiles d_2 der Drüse entspricht, wie schon bemerkt wurde, dem des Leitungskanals von *C. reptans*. Das Plasma ist schwächer tingierbar als das des Abschnitts d_1 . Es hat Filarstruktur (wie das Plasma des Leitungskanals von *C. reptans*); die Maschen sind aber gleichmäßiger ausgebildet und besitzen ovale Gestalt (Fig. 38 d_2).

Der Zellkern hat (wie bei *C. reptans*) eine außerordentlich wechselreiche Lage. Meist ist seine Längsrichtung parallel zur Längsrichtung der Zellen (Fig. 38 d_2). Fig. 38 stellt einen ungefähr quer durch die Drüse geführten Schnitt dar.

Cyprois monacha.

Deutliche Unterschiede in der Ausbildung des Copulationsapparats waren schon bei den beiden oben behandelten Muschelkrebsen vorhanden. Einen ganz charakteristischen Copulationsapparat besitzt *Cyprois monacha* (Taf. 3, Fig. 39). Die Gestalt der Vagina und der Copulationsblase ist bei den verschiedenen Ostracoden-Arten mehr oder weniger ähnlich. Dagegen weist der Bau der Copulationsdrüse ganz bedeutende Modifikationen auf.

Der hornförmige Teil der Copulationsblase (s. Fig. A II) geht in den bei *Cyprois monacha* ziemlich weiten Spiralkanal über. Dieser ist verhältnismäßig kurz und bildet nur wenige Schlingen. Der kurze, drüsige Abschnitt, der den Spiralkanal mit dem Receptaculum seminis verbindet, hat birnförmige Gestalt (Taf. 3, Fig. 40). Eine Differenzierung des Protoplasmas in eine basale und eine distale Partie ist bei *Cyprois monacha* nicht zu erkennen.

Das Receptaculum seminis von *Cyprois monacha* (Taf. 3, Fig. 41) ist ein ziemlich ansehnliches, sack- oder birnförmiges Gebilde. Bei ausgewachsenen Tieren fand ich es immer mit Spermatozoen prall gefüllt. Seine Längsachse verläuft von hinten unten nach vorn oben. Das blinde Ende liegt dem Kopfe zu und zwar an der Stelle, wo der Uterus in die Schale umbiegt. Wie Fig. 41 zeigt, liegt die Samentasche *R* der Medianebene zu dem Darne (*D*) und der äußern Körperwand zu dem Uterus (*E*) fast dicht an. Nur eine sehr dünne Schicht mesenchymatischen Gewebes bildet die Scheidewand.

Die Wand des Receptaculums ist äußerst dünn, aber dennoch von großer Festigkeit, da sie den Druck aushalten muß, den der dichte Knäuel von Spermatozoen auf sie ausübt. Bei schwacher

Vergrößerung erscheint die Wandung der Samentasche als feine Membran (s. Taf. 3. Fig. 40 R u. 35 R). Bei sehr starker Vergrößerung sieht man, daß sie aus ganz flachen Zellen besteht, die dem Lumen und dem Mesenchym zu scharf konturiert sind (Taf. 3, Fig. 42). Querwände der Zellen sind nicht sichtbar. Das Protoplasma erscheint bei dieser Vergrößerung grob granuliert. Die Zellkerne sind sehr klein, doch gewöhnlich noch so groß, daß sie in der dünnen Wand eine schwache Verdickung hervorrufen (Fig. 42).

Den von ZENKER beschriebenen Pol — eine 6—8strahlige Narbe — der der Einmündungsstelle gegenüberliegen soll, konnte ich nicht finden.

An der Copulationsdrüse (Taf. 3, Fig. 39) kann man deutlich den drüsigen Abschnitt d_1 und den Leitungskanal d_2 unterscheiden, während sich der kurze, cuticulare Ausmündungskanal nicht gut von dem zweiten Teile der Drüse abhebt.

Der drüsige Abschnitt ist außerordentlich klein und zu einem bläschenförmigen Gebilde mit ziemlich engem Lumen reduziert. Fig. 39 d_1 stellt einen medianen Schnitt durch diesen Teil dar. Der histologische Bau bietet kaum etwas Neues. Bemerkenswert ist, daß nur eine geringe Zahl von Chromatinkörnern in dem Kernbläschen zerstreut ist (Fig. 39 d_1).

Der nun folgende, kurze und enge Leitungskanal (Fig. 39 d_2) setzt sich scharf von der kugelförmigen Drüse ab. Er zieht nach unten, erfährt ziemlich weit von der ventralen Körperwand entfernt, der Medianebene zu, eine Knickung und geht allmählich in das Ausleitungskanälchen über, das nach der schon geschilderten Art in den basalen Teil der Copulationsblase einmündet. Die Zellen, die das Lumen des Leitungskanals bilden, sind sehr nieder (im Gegensatz zu *Cypris fuscata*!) und besitzen keine sichtbaren Zellscheidewände (Fig. 39 d_2). Dem Lumen und dem Mesenchym zu sind die Zellen scharf abgegrenzt.

Der Ausmündungskanal ist kurz. Er hat fast dieselbe Weite wie der Leitungskanal und eine starke cuticulare Auskleidung.

Auffallend zahlreich sind die großen mit riesigen Kernen versehenen Subdermalzellen (Fig. 39 Sz), die sich in der Region des Copulationsapparats vorfinden. Sie sind intensiv tingierbar und verleihen den Schnitten durch diesen Körperteil eine starke Blaufärbung.

Über die Funktion des Copulationsapparats kann ich nur unvollständige Angaben machen, da ich die Tiere nicht in Copulation

beobachten konnte. Im Ruhezustande ist die Vagina vollständig im Körper verborgen. Schon ZENKER (1854) vertrat die Ansicht, daß sie „von einem langen hornförmigen Bogen aus bewegt werden kann und daß sie zur Aufnahme und zur Abgabe der Zoospermien geeignet ist“. Einen Beleg für seine Aussagen gibt er nicht. W. MÜLLER (1880) hält die Angaben ZENKER's mit Unrecht für unwahrscheinlich.

Durch Kontraktion der Muskeln, die an dem hintern Teile des kräftigen, hornförmigen Hebels (*St*, Fig. A) der Vagina inserieren und zur äußern ventralen Körperwand ziehen, erfährt der obere Teil der Öffnung eine Verschiebung nach unten und ist so geeigneter zur Aufnahme des männlichen Begattungsgliedes. Bei derselben Bewegung kommt auch die Vaginaöffnung in unmittelbare Nähe der Uterusmündung. Es können die Samenfäden leicht in den Uterus einwandern, wo dann die Befruchtung stattfinden kann, ohne daß die Samenfäden verschwendet werden, die in verhältnismäßig geringer Zahl vorhanden sind. In der Tat findet man auch, wie Herr Privatdozent Dr. SCHLEIP mir mitzuteilen die Freundlichkeit besaß, in dem Uterus befruchtete Eier.

Weitere Muskelbündel erstrecken sich quer durch den hintern untern Teil der beiden Körperanhänge, in welchen die Copulationsapparate liegen (Fig. C M_2). Die Bedeutung dieser Muskeln scheint mir klar zu sein. Wenn sich diese Muskeln kontrahieren, so wird die Querrichtung der ventralen Aussackung verkürzt. Dadurch wird der proximale Teil der Vagina, die aus gelenkartig ver-

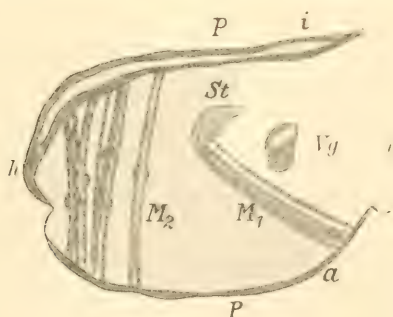


Fig. C.

Halbschematischer Frontalschnitt durch die Körperaussackung, in welcher der Copulationsapparat liegt. *Cypris reptans*. ca. 200:1.

M_2 , M_1 Muskeln. Die Muskeln M_1 sind mit den Muskeln M_2 in eine Ebene gelegt, inserieren aber in Wirklichkeit an der ventralen Körperwand.

bundenen Stücken besteht (Taf. 3, Fig. 31 G) geschlossen und ein Ausweichen der Spermatozoen nach außen unmöglich gemacht. Zu derselben Zeit wird aber auch das Lumen der Copulationsblase verengt, und die Spermatozoen werden in den Spiralkanal gepreßt, in welchem sie dann zu dem Receptaculum seminis weiter wandern. Der Spiralkanal ist sehr dafür geeignet, die Samenfäden einzeln und einer hinter dem andern ein- und austreten zu lassen. Das Eindringen der Spermatozoen in die Ausmündung der Copulationsdrüse wird dadurch unmöglich gemacht, daß ein zungenförmiger Lappen (*Lp*, Fig. 32, Taf. 2) bei Verengung der Copulationsblase die Ausmündung verschließt.

Für die Funktion der Copulationsdrüse kommen folgende Möglichkeiten in Betracht:

1. Das Secret könnte den wandernden Spermatozoen die Geleitfähigkeit erleichtern und ihnen vielleicht als Nahrung dienen, da die Samenzellen, wie angegeben wird, ihre volle Reife noch nicht erlangt haben, wenn sie in die Vagina des Weibchens gebracht werden.

2. Sie könnten als Kittdrüse dienen, indem sie jedem Ei bei der Ablage und vielleicht zur gleichen Zeit, wo die Befruchtung stattfindet, eine Portion Secret mitgibt, das die paketartige Verkittung der Eier untereinander und auf ihrer Unterlage bewirkte.

Gegen die erste Möglichkeit spricht der Umstand, daß die Copulationsdrüse gerade bei den Arten am stärksten entwickelt ist, die sich parthenogenetisch fortpflanzen, wie z. B. bei *Cypris reptans* und *C. fuscata*.

8. Zusammenfassung der wichtigsten Befunde.

Diese Arbeit über den innern Bau der Ostracoden des Süßwassers enthält neben den Tatsachen, die zum Teil nur eine Bestätigung und Erweiterung der Angaben von ZENKER und CLAUS darstellen, noch eine Anzahl neuer Befunde, die ich kurz zusammenfassen möchte.

Das Mitteldarmepithel sowie die Hepatopancrealschläuche der Ostracoden werden von einem typischen Stiftchen- oder Stäbchen-saume ausgekleidet, der besonders bei *Cypris fuscata* gut sichtbar ist. Den Zellen des Mitteldarmes kommt sowohl die Funktion der Secretion als auch die der Absorption zu. Dem Mitteldarmepithel liegen Längs- und Quermuskeln auf, die aber nur am hintern Ende des Mitteldarmes deutlich zu erkennen sind.

Die Süßwasserostracoden besitzen mindestens 3 segmental angeordnete, drüsige Organe, von denen das 1. in dem der 1. Antenne entsprechenden Segment liegt. Das 2. befindet sich zum größten Teile in der vordern Partie der Schale, zwischen ihrer äußern und innern Lamelle. Es mündet in der Nähe der 2. Antenne in den von Körper und Schale gebildeten vordern Schalenraum. Das 3. liegt an der Basis der 1. Maxille und besitzt die typische Gestalt eines Crustaceennephridiums. Die Maxillarfußdrüse dehnt sich in dem der 2. Maxille entsprechenden Körpersegment aus oder liegt fast vollkommen in dem basalen Teile des Maxillarfußes.

Die beiden Lippendrüsen münden mittels eines engen, ziemlich langen Kanälchens in den vordern Teil des Atriums.

Die 3 Segmentalorgane haben excretorische Funktion. Lippen- und Maxillarfußdrüsen secretorische Funktion.

Der weibliche Copulationsapparat besteht aus folgenden 3 Teilen: 1. Vagina mit Copulationsblase; 2. Spiralkanal mit Recept. seminis; 3. Copulations- oder Kittdrüse.

Die chitinige, kräftige Vagina kann durch Muskeln bewegt werden. Der lange, enge Spiralkanal besteht aus niedrigen Zellen, die dem Lumen zu eine starke Cuticula zur Ausscheidung gebracht haben. Er rollt sich in eine große Anzahl von Schlingen auf und mündet mit einem kurzen, drüsigen Abschnitt in das Recept. sem.

Die Copulationsdrüse mündet, die Vagina durchbohrend, in eine kleine Aussackung der Copulationsblase. Sie ist bei den einzelnen Arten sehr verschieden und hat für jede von mir untersuchte Species einen charakteristischen Bau.

Die äußere Anatomie des Tieres, die Beschaffenheit der Schale sowie das Nervensystem habe ich in dieser Arbeit nicht berücksichtigt. Auch auf den von CLAUS angeregten Punkt, die Schalendrüse der Süßwasserostracoden mit den reduzierten Drüsen der marinen Cypriden und Cytheriden zu vergleichen, konnte ich wegen Mangel an dem nötigen marinen Material nicht eingehen. Dagegen habe ich mich bemüht, über die Funktion der verschiedenen Organe Rechenschaft zu geben.

Literaturverzeichnis.

1. CLAUS, C., 1868, Beiträge zur Kenntnis der Ostracoden. I. Entwicklungsgeschichte v. Cypris, in: Schr. Ges. ges. Naturw., Marburg, Vol. 9, 1868.
 2. —, 1874, Die Schalendrüse der Daphniden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 25.
 3. —, 1876, Die Schalendrüse der Copepoden, in: SB. Akad. Wiss. Wien, Vol. 74.
 4. —, 1893, Beiträge zur Kenntnis der Süßwasser-Ostracoden, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 10.
 5. —, 1895, Beiträge zur Kenntnis der Süßwasser-Ostracoden. II., ibid., Vol. 11.
 6. FISCHER, S., 1851, Über das Genus Cypris, in: Mém. Savants étrangers Acad. St. Pétersbourg, Vol. 7.
 7. GROBBEN, C., 1880, Die Antennendrüse der Crustaceen, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 3.
 8. MÜLLER, G. W., 1880, Beitrag zur Kenntnis der Fortpflanzung und der Geschlechtsverhältnisse der Ostracoden, in: Ztschr. ges. Naturw., Vol. 53.
 9. —, 1900, Deutschlands Süßwasser-Ostracoden, in: Zoologica, Vol. 12.
 10. WEISMANN, A., 1880, Parthenogenese bei den Ostracoden, in: Zool. Anz., Jg. 3, 1880.
 11. —, 1874, Über Bau und Lebenserscheinungen von *Leptodora hyalina*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 24.
 12. ZENKER, W., 1854, Monographie der Ostracoden, in: Arch. Naturg. Jg. 1854, Bd. 1.
-

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 1.

Fig. 1. Längsschnitt durch *Cypris reptans* ♀, fast median. *A* Atrium, *Ö* Ösophagus, *Ph* hinterer Abschnitt des Ösophagus, *W* dorsaler Wulst, *Af* After, *L* Lippendrüse, *O* Auge, *C* seitliche Aussackung des Körpers, in welcher der Copulationsapparat liegt, *F* Ansatzstelle eines Furcalastes, *M* Pharynxmuskel. 40 : 1.

Fig. 2. Längsschnitt durch den Ösophagus von *C. reptans*. *d* die großen dorsalen, *v* die kleinen ventralen Epithelzellen, *M* Pharynxmuskel, *H* Höcker, hinter welchem der Pharynxmuskel beginnt.— Obj.6, Zeichenokular.

Fig. 3a. Schnitt durch den Reusenapparat von *C. reptans*. Der Schnitt geht von vorn oben nach hinten unten, so daß der Beginn der Rinne *R* noch zu erkennen ist. Die 4 Zellenlagen sind deutlich sichtbar. *W* dorsaler Wulst, *v. D* ventrale Duplikatur. 200 : 1.

Fig. 3b. Querschnitt durch den Reusenapparat von *Eurycypris pubera*. *v. D* ventrolaterale Duplikatur, *W* dorsaler Wulst, *R* Beginn der Rinne. 200 : 1.

Fig. 4. *C. fuscata*. Darmepithel in der Höhe des Reusenapparats in secreterfülltem Zustande. *St* Stiftchensaum, *Gr* Granula. 435 : 1.

Fig. 5. *C. fuscata*. Epithel des hintern Darmabschnitts. *S* Serosa, *St* Stiftchensaum, darunter die Basalkörperchen *B*. 435 : 1.

Fig. 6. Leberzellen von *C. fuscata*. *St* Stäbchensaum, *Gr* Granula. 435 : 1.

Fig. 7. *C. reptans*. Sagittalschnitt durch den Enddarm. (Das Ende desselben mit dem After ist nur angeschnitten.) *Af* After, *E* Enddarm, *D* Mitteldarm, *L* Längsmuskeln, *M* Ringmuskeln. 200 : 1.

Fig. 8. Sagittalschnitt durch die Lippendrüse von *C. reptans* mit ihrem feinen, in das Atrium mündenden Ausführkanal *K*. *Z* halbmondförmige Zelle, *F* Fortsatz des Syncytiums, *Lu* Lumen der Drüse. 435 : 1.

Fig. 9. Querschnitt durch den obern Teil des Kanalsystems der Lippendrüse von *C. reptans*. 650 : 1.

Fig. 10. Ein etwas tiefer geführter Schnitt als der vorige. Das sternförmige Lumen ist deutlich sichtbar. 650 : 1.

Fig. 11. Querschnitt durch den untersten Teil der Drüse von *C. reptans*. *Lu* Lumen, *Z* halbmondförmige Zelle, die den obern Teil des Kanals halb umfaßt. 650 : 1.

Fig. 12. Längsschnitt durch die Lippendrüse von *C. fuscata*. Die beiden Drüsen liegen einander ihrer ganzen Länge nach an. *Lu* Lumen der Drüse, *Z* halbmondförmige Zelle. 650 : 1.

Fig. 13. *Eurycypris pubera*. Schnitt durch die Drüse der 1. Antenne in ihrer größten Ausdehnung. *v* vorn, *i* innen, *a* äußere Körperwand, *F*₁ u. *F*₂ Fortsätze, *M* Muskeln, *Gr* Granula. 200 : 1.

Fig. 14. *C. reptans*. Schalendrüse in Seitenansicht. Halbschematisch nach einigen aufeinanderfolgenden Sagittalschnitten. (Die Schnitte sind etwas schief von vorn nach hinten geführt, so daß auch der hintere Sack *H* und die Wände des Schalenraumes *K* und *L* getroffen sind.) *E* Endsäckchen, *Sch* Schleifenkanal, *H* hinterer Sack, *L* innere Schalenlamelle, *K* Körperwand, *Z* zipfelförmiger Fortsatz des Synectiums. 200 : 1.

Fig. 15. Frontalschnitt durch den hintern Sack. *Z*₁, *Z*₂, *Z*₃ 3 der 4 Zellen, die im wesentlichen den hintern Sack aufbauen. Bei 1 2 kleine Zellen, die dem hintern Sacke aufliegen. 2 Zellen des Ausführkanals sind auch sichtbar. *K* Körperwand, *L* innere Schalenlamelle, *Se* Secret des hintern Sackes. 435 : 1.

Tafel 2.

Fig. 16. *C. reptans*. Horizontalschnitt. Ausführkanal des hintern Sackes mit der Ausmündung auf der innern Schalenlamelle *L*. *Se* Excret der Zellen des hintern Sackes, *K* Körperwand. 650 : 1.

Fig. 17. *C. fuscata*. Fast horizontal geführter Schnitt durch die Schalendrüse. Bezeichnungen wie in Fig. 14. *Gr* Granula. 200 : 1.

Fig. 18. Horizontalschnitt durch die Schalendrüse von *Cyprois monacha*. Bezeichnungen wie in Fig. 14. 200 : 1.

Fig. 19. Endsäckchen von *Cyprois monacha* mit Aufhängeband. 200 : 1.

Fig. 20. Längsschnitt durch das Endsäckchen der Drüse der 1. Maxille von *C. fuscata*. *v* vorderer Zipfel, der in den Schleifenkanal übergeht, *h* hinterer Zipfel mit den Muskelfasern, *M. a* äußere Körperwand. 200 : 1.

Fig. 21. *C. fuscata*. Drüse der 1. Maxille aus mehreren Schnitten rekonstruiert, in kollabiertem Zustande. *v* vorn, *h* hinten, *Sch* Schleifenkanal. *E* Endsäckchen, *St* Stäbchensaum. Der Pfeil gibt die Längsachse des Tieres an. 200 : 1.

Fig. 22. *C. reptans*. Die Drüse der 1. Maxille, rekonstruiert nach aufeinanderfolgenden Schnitten. *E* Endsäckchen, *Sch* Schleifenkanal,

h hintere, *v* vordere Aussackung, *O* Ausmündung in eine kleine Einbuchtung der äußern Körperwand. *M* Muskelfasern, *St* Stäbchensaum. 200 : 1.

Fig. 23. *C. fuscata*. Längsschnitt durch die Umbiegungsstelle des Schleifenkanals. Die 3 Zellen desselben sowie der Stäbchensaum *St* ist gut sichtbar. Die mesenchymatische Hülle, die die niedere Wandung des Schleifenkanals umgibt, ist blasser. 435 : 1.

Fig. 24. Kleine Partie aus dem Schleifenkanal der Drüse der 1. Maxille von *C. fuscata*. *St* Stäbchensaum, darunter die Basalkörperchen, *W* Wandung des Schleifenkanals, *S* Scheide. Ölimm. ¹₁₂, Kompens.-Ok. 6.

Fig. 25. *Cyprois monacha*. Längsschnitt durch das Endsäckchen der Drüse der 1. Maxille. *a* außen. Die Zellen sind sehr hoch! 435 : 1.

Fig. 26. Die Maxillarfußdrüse von *Cypris fuscata* (nach einigen aufeinanderfolgenden Schnitten). *d* dorsomedianer Lappen, *d*₁ der entsprechenden der andern Seite, *v* ventrolateraler Lappen, *k* Ausführkanal. *K* Kern desselben, *Mf* Maxillarfuß, *F* Fächerplatte, *Hj* Hypostom. *G* ventrale Ganglienmasse. 200 : 1.

Fig. 27. Schnitt durch die Maxillarfußdrüse von *C. reptans*. *ol* oberer lateraler Lappen, *ul* unterer lateraler Lappen, *M* medianer Lappen (nur angeschnitten), *V* Vacuolen. 200 : 1.

Fig. 28. Schnitt durch die Maxillarfußdrüse. *Mf* Maxillarfuß, *v*₁ und *v*₂ die beiden ventralen Lappen, *d* dorsaler Lappen, der sich zwischen die beiden ersten einkeilt. 200 : 1.

Fig. 29. Schnitt durch die Maxillarfußdrüse von *Eurycypris pubera*. *vl* vorderer Lappen, *hl* hinterer Lappen, *m* medianer Lappen: der hintere Lappen setzt sich zungenförmig in den Maxillarfuß *Mf* fort. *G* ventrale Ganglienmasse. 200 : 1.

Fig. 30. Schnitt durch den Spiralkanal *S* von *Cypris reptans*. 200 : 1.

Fig. 31. Horizontalschnitt durch den oberen Teil der Vagina von *C. reptans*. *Vg* Vagina. *G* Gelenke derselben, *d*₂, *d*₃ Copulationsdrüse. 435 : 1.

Fig. 32. Querschnitt durch die Scheide und die Copulationsblase von *C. reptans* (kombiniert aus 2 aufeinanderfolgenden Schnitten). *B* Copulationsblase, *d*₃ Ausführkanal der Copulationsdrüse. *Lp* Lappen, der vor der Ausmündung der Copulationsdrüse liegt. Rechts ist der Übergang der Hypodermis in den Belag der Copulationsblase deutlich sichtbar. 200 : 1.

Fig. 33. Querschnitt durch den Spiralkanal von *C. reptans*. 650 : 1.

Fig. 34. Querschnitt durch die Geschlechtsgegend von *C. fuscata*. *S* Spiralkanal. *D* Copulationsdrüse, *R* Einmündung des Spiralkanals in das Recept. seminis. 200 : 1.

Tafel 3.

Fig. 35. Horizontalschnitt durch das Receptaculum seminis von *C. reptans*. *R* Receptaculum, *S* Einmündung des Spiralkanals, *D* Copulationsdrüse. 200 : 1.

Fig. 36. Schnitt durch den drüsigen Teil der Copulationsdrüse von *C. reptans*. *M* Basalmembran. 435 : 1.

Fig. 37. *C. reptans*. Dieser Schnitt zeigt den Übergang von dem Leitungskanal d_2 in den Ausführkanal d_3 . *M* Basalmembran. 435 : 1.

Fig. 38. *C. fuscata*. Querschnitt durch den vordern Teil der Copulationsdrüse. d_1 die beiden dorsalen Schenkel, d_2 Leitungskanal, d_3 Übergang des Leitungskanals in den Ausführkanal. *B* der vorderste Teil der Copulationsblase (Übergang in den Spiralkanal). 200 : 1.

Fig. 39. *Cyprois monacha*. Schnitt durch die Copulationsdrüse. d_1 drüsiger Abschnitt, der zu einem Bläschen reduziert ist, d_2 Leitungskanal, *v* ventrale Körperwand. Die Cuticula hat sich abgehoben. *Sz* Subdermalzellen. 435 : 1.

Fig. 40. *Cyprois monacha*. Einmündung des Spiralkanals *S* in das Receptaculum *R*. *Sp* Spermatozoen. 435 : 1.

Fig. 41. *Cyprois monacha*. Längsschnitt durch das Receptaculum seminis *R*. *D* Darmwand, *R* Wandung des Receptaculums, *Sp* Spermatozoen, *E* Eier im Uterus, *K* äußere Körperwand, *L* innere Schalenlamelle, *h* hinten, *S* Einmündung des Spiralkanals in das Receptaculum seminis angeschnitten. 200 : 1.

Fig. 42. Schnitt durch die Wand des Receptaculum seminis von *Cyprois monacha*. Ölimm. $\frac{1}{12}$, Komp. 6.

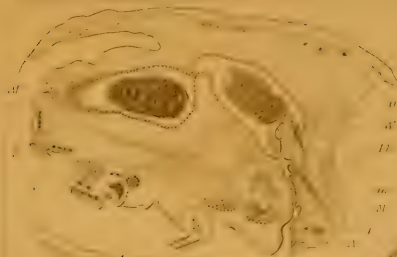


Fig. 1.



Fig. 5b.



Fig. 5a.

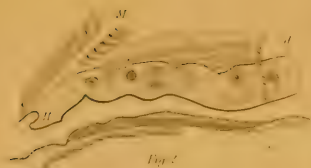


Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.

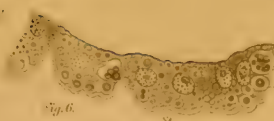


Fig. 6.



Fig. 11.

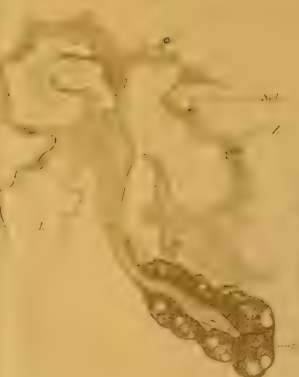


Fig. 12.

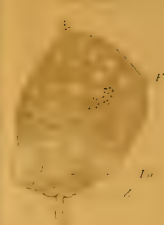


Fig. 9.



Fig. 10.

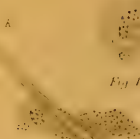


Fig. 8.



Fig. 7.



Fig. 13.



Fig. 14.

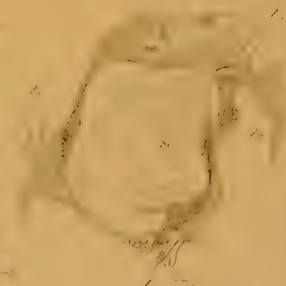
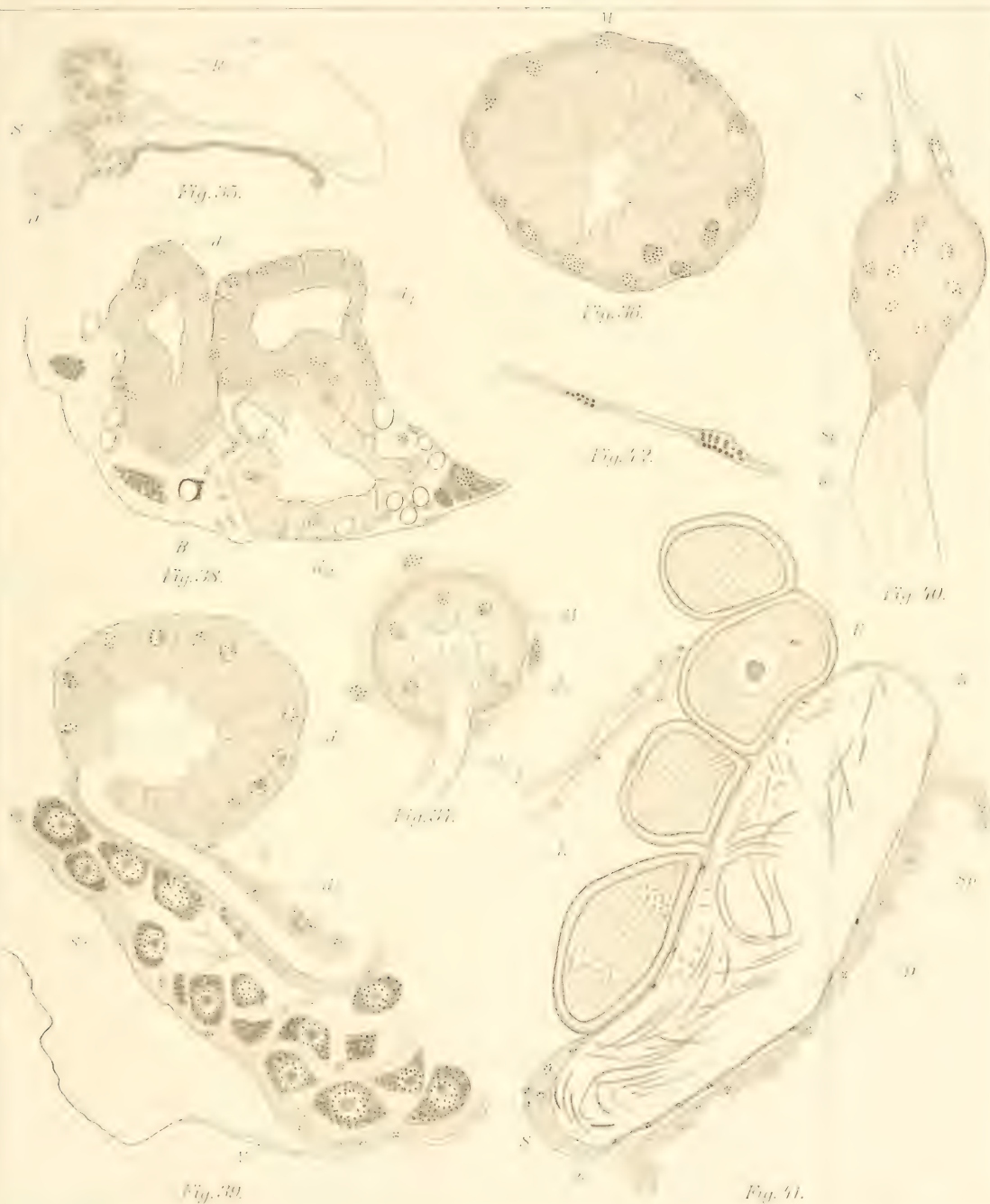


Fig. 15.





Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die Entwicklung der Geschlechtsindividuen der Hydromedusen.

Studien zur Ontogenese und Phylogenese
der Hydroiden II.

Von

Dr. Alfred Kühn,

Assistent am Zoologischen Institut der Universität.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Freiburg i. B.)

Mit Tafel 4–II und 16 Abbildungen im Text.

Inhalt.

Einleitung.

Spezieller Teil.

A. Athecata.

I. Reihe.

1. *Corynidae*.

2. *Cladonemidae*.

3. *Pennaridae*, *Tubularidae*.

II. Reihe.

1. *Clavidae*.

2. *Bougainvillidae*.

B. Thecaphora.

Campanularidae.

Vergleichender Teil.

A. Die Gonophorenformen in den verschiedenen Hydroidenfamilien.

B. Ontogenetische Stadien und die Phylogenese.

Einleitung.

1813 hat CAVOLINI als Erster wohl das Hervorsprossen medusenförmiger Wesen an Hydroidpolypen beschrieben, ohne aber eine tiefere Einsicht in die Bedeutung dieser Erscheinung zu gewinnen. 1842 gliederte STEENSTRUP diesen unterdessen mehrmals beobachteten Vorgang der Medusenknospung dem Begriff des Generationswechsels ein. Er erklärte die Polypenkolonien für „Ammenstöcke“, eine geschlechtslose erste Generation, an der durch Sprossenbildung sich die zweite geschlechtliche Quallengeneration erzeugt. Andern Polypenstücken fehlte jedoch eine solche frei schwimmende Medusengeneration. Man beobachtete ihre Fortpflanzung durch „Geschlechtsorgane“, die am Polypenstock verbleibend die Sexualprodukte zur Reifung bringen. Verschiedene Momente führten nun dazu, diese „Geschlechtsorgane“ der Polypen zu den Medusen in Analogie zu setzen. Zunächst fiel das ausschließliche Vorkommen der einen oder der andern Fortpflanzungsweise bei einer und derselben Art auf und die Gleichwertigkeit der Mutterpersonen, welche bei einer Species „Geschlechtsgemmen“, bei einer andern, sonst ähnlichen Art Medusen produzieren. Dann veranlaßten auch morphologische Ähnlichkeiten zwischen frei sich ablösenden Quallen und sessilen Geschlechtsknospen zuerst GEGENBAUR (1854), den Wechsel von Knospung einfacher Polypen und Sexualknospen stets als einen Generationswechsel anzusprechen, „der bald in ausgebildetem Grade, bald nur in der Anlage — gleichsam versuchsweise — zustande kommt“. „Die bisher als Geschlechtsorgane bezeichneten Theile stellen eine zweite Generation vor, die aber auf einer morphologisch niederen Stufe verharret, indess sie funktionell, in Beziehung auf die Polypen, dieselbe Bedeutung beansprucht wie die freie Medusengeneration“ (1854, p. 45).

Als man dann auf dem Boden des Deszendenzproblems die Frage nach der phylogenetischen Herleitung der so verschiedenartigen Sexualsprosse stellte, blieben zwei Möglichkeiten: die Annahme eines Übergangs vom Organ zum Individuum, wie ihn HUXLEY vertrat, und die Ansicht, daß Medusen sich unter Aufgabe ihrer frei schwimmenden Lebensweise in sessile Keimträger umgewandelt hätten. Daß mindestens ein Teil der sessilen Gonophoren Rückbildungen sein können, hat wohl zuerst v. KOCH (1873) ausgesprochen und, allerdings auf Grund ungenügenden Tatsachenmaterials, verteidigt. Auch GEGENBAUR, der 1854 das Problem der Abstammung noch

nicht stellte. hat 1878 die Möglichkeit einer regressiven Metamorphose unter den Hydromedusen erwogen.

Die erste eingehende entwicklungsgeschichtliche Untersuchung einer großen Anzahl von sessilen Geschlechtsknospen, die WEISMANN (1883) anstellte, führte ihn zu dem Resultat, daß auch die sessilen Gonophoren¹⁾, deren Äußeres keine Medusenähnlichkeit zeigt, nach ihrem feinem Bau und ihrer Entwicklung medusoiden Charakters sind. Er begründete so vergleichend-entwicklungsgeschichtlich die Lehre, daß die sessilen einfachen Gonophoren der Hydromedusen sich durch Rückbildung von freien Medusen herleiten müssen. Nun blieb nur noch die phyletische Herleitung der Meduse fraglich. Leitete man die sessilen Geschlechtsknospen durch Reduktion von ihr ab, so blieb für sie nur noch eine Entstehung aus Polypenformen, die sich an das pelagische Leben angepaßt haben, übrig.

Auf Homologien zwischen Polyp und Meduse, welche die gedachte Umwandlung verständlich machen konnten, wiesen verschiedene Forscher hin [ALLMAN (1871), v. KOCH (1873), CLAUS (1878), O. und R. HERTWIG (1878), HAMANN (1882), WEISMANN (1883)].

Die Basis für alle diese phylogenetischen Spekulationen muß natürlich die vergleichende Morphologie und Entwicklungsgeschichte bieten. Bisher war man nun im ganzen übereinstimmend der Ansicht, daß nach den vorliegenden Untersuchungen der „medusoiden“ Charakter der sessilen Keimträger und die „polypoide“ Organisation der Meduse sichergestellt sei.

Umfangreiche Untersuchungen von A. GOETTE (1904, 1907) haben aber neuerdings gezeigt, daß viele von den scheinbar klaren Tatsachen der Gonophorenentwicklung bei einer Untersuchung mit moderner Technik sich als irrtümlich oder ungenau erweisen. Dadurch wurde für GOETTE die ganze bisherige Auffassung der Hydromedusenphylogenese fraglich. Er kam zu der gegenüber WEISMANN geradezu entgegengesetzten Ansicht: Die sessilen Keimträger sind nach ihm nicht regressiv gebildet, sondern stellen primitive Geschlechtsorgane der Polypenformen dar. Sie entfalten sich in der Phylogenese immer weiter und reicher. Durch immer zunehmende Selbständigkeit und fortschreitende Komplikation sind, ausgehend von einfachen Organknospen, Teilen eines Einzelhydranthen, die

1) Der Ausdruck „Gonophoren“ soll im Folgenden stets nur die Sexualknospen als solche, nicht eine bestimmte Ausprägung derselben bezeichnen.

Medusen entstanden zu denken. Da sich auf diesem Wege nach GOETTE in den Gruppen der Athecaten und Thecaphoren konvergent die Quallenform herausgebildet hat, fällt ein unmittelbarer Vergleich von Meduse und Polyp rein negativ aus.

Trotzdem GOETTE eine reiche Fülle neuer ontogenetischer Tatsachen bot, schien mir die Frage nicht endgültig in GOETTE's Sinne entschieden zu sein. Ich nahm daher die vergleichende Untersuchung der Gonophorenentwicklung von neuem auf.

Für die in Rede stehende Aufgabe der Hydromedusenphylogenie lassen sich zwei Problemgruppen trennen: Einmal der Vergleich von Bau und Entwicklung der freiwerdenden Meduse mit der Organisation des Hydropolypen; zweitens die vergleichende Untersuchung von Medusenknospung auf der einen und Entstehung der sessilen Keimträger auf der andern Seite. Mit der ersten Frage werde ich mich in der vorliegenden Arbeit nicht beschäftigen, zumal J. HADŽI (1909b) über dieses Thema eben beachtenswerte Mitteilungen gemacht hat und eine größere Arbeit in dieser Richtung in Aussicht stellt.

Den Anstoß zur erneuten Diskussion der Entwicklung der Geschlechtsindividuen der Hydroiden gaben die von GOETTE gewonnenen Resultate über die Entstehung der freien Medusen. Die ersten Mitteilungen über dieses Gebiet hatte L. AGASSIZ (1862) gemacht. Er schilderte die Entwicklung von *Coryne* (*Syncoryne*) *mirabilis*. Die meisten Autoren (CIAMICIAN, CLAUS, GROBBEN, HAMANN, WEISMANN) folgten seiner Darstellung und bestätigten sie. Danach wird durch eine ectodermale Verdickung („Knospenkern“ CLAUS, „Glockenkern“, „Entocodon“ WEISMANN) am freien Pol der Knospe der Gipfel des Entodermschlauchs zu einem Doppelbecher eingestülpt. Die beiden Blätter dieser „primären Entodermlamelle“ verwachsen interradianal zur „sekundären Entodermlamelle“ („Gefäßplatte“ CLAUS), während in den Radien das Lumen der Radiärkanäle und am distalen Rande das Ringgefäß offen bleibt. Der Ectodermpfropf höhlt sich aus und läßt dadurch Glockenhöhle und Subumbrellarepithel entstehen. Der in der Mitte unter dem Glockenkern gelegene proximale Entodermteil („Spadixplatte“) stülpt sich in den Glockenkern resp. die Glockenhöhle hinein und bildet die entodermale Auskleidung („Spadix“) des künftigen Magenstiels („Manubrium“). Gegenüber dieser Auffassung der Entstehung der Radiärkanäle aus einem doppelten Entodermbecher, der von dem einwuchernden Glockenkern eingetrieben wird, beschrieb ALLMAN bei der Medusenbildung

von *Corymorpha* weder einen Glockenkern noch eine Entoderm-lamelle.

Anders als AGASSIZ hat auch F. E. SCHULZE (1873) die Bildung der an dem Hydranthen von *Syncoryne sarsii* knospende Quallen beschrieben. Auch er findet einen Glockenkern. „durch welchen der darunter gelegene Entodermisack so von vornher eingestülpt wird, daß er Kelchform erhält. Der Randsaum dieses hohlwandigen Entodermkelches bleibt aber nicht einfach glatt und kreisförmig, sondern wird alsbald durch Ausbildung von vier symmetrisch gestellten taschenförmigen Randausstülpungen der Wandhöhlung vierlappig“ (l. c. p. 27, fig. 24 u. 25). Er schildert dann ein weiteres Vorwachsen getrennter Radiärkanäle, konnte aber eine sie verbindende solide entodermale Gewebslage („single middle wall“ AGASSIZ) nicht finden. Diese Beschreibung von SCHULZE fand jedoch gegenüber der verbreiteten AGASSIZ'schen Auffassung kaum Erwähnung.

GOETTE fand nun, daß die ohne Zuhilfenahme von Schnitten gewonnene Anschauung von AGASSIZ und den ihm folgenden Autoren irrtümlich ist; daß nicht eine doppelwandige Entoderm-lamelle, sondern in der Tat 4 getrennte vom Entoderm vorgestülpte Radial-taschen, wie sie F. E. SCHULZE gesehen und abgebildet hat, die Anlage der Radiärkanäle bilden. Er hat auch gezeigt, wie die einschichtige, später die Radiärkanäle stets verbindende Entoderm-lamelle auf eine ganz andere Weise entsteht als durch Verschmelzung von 2 Faltenblättern. Durch diese Feststellung wird nach seiner Ansicht der Vergleich der Medusen mit dem Bau des Polypen ausgeschlossen. Aber auch die Ableitung vieler sessiler Keimträger (Sporophoren) durch Reduktion von Medusen wird durch ihre Entwicklung nach GOETTE unmöglich, da die beweisenden Homologien fehlen. Eine lediglich durch Konvergenz entstandene „Homoidie“, eine rein anatomische Ähnlichkeit genetisch disparater Formen, täuscht bei vielen Gonophoren eine Medusenverwandtschaft vor. Andern Gonophoren jedoch spricht GOETTE eine solche Homologie allerdings zu; doch nicht in dem Sinne, daß ihre Organisation durch Rückbildung von Medusenorganen entstanden zu denken sei. Sie stellen vielmehr phyletisch frühere Stadien dar, und ihre Vergleichung veranschaulicht eine ganze Stammreihe von Gonophorentypen, an deren Ende die Meduse steht. Die Medusen der Thecaphoren und der Athecaten sind dabei nicht näher verwandt, sondern nur durch Konvergenz unter der Wirkung analoger formbildender Faktoren zustande gekommen. Diese Theorie GOETTE'S steht also im schärfsten Gegen-

satz zu der bisher als gültig angenommenen Auffassung der Hydromedusenphylogense.

Zwei Momente fallen bei einem Blick über das System der Hydromedusen besonders auf: die außerordentliche Übereinstimmung der Medusen in Bau und Entwicklung bei den entferntesten Familien und die erstaunliche Divergenz der Gonophorenformen bei Hydroiden-Arten, die nach Stockaufbau und Polypenorganisation als nahe Verwandte anzusehen sind. Dieser Umstand, „daß es eine ganze Reihe verschiedener Formen von Gonophoren bei Arten gibt, deren Polypen sie unbedingt nahe zusammenstellen“, hat die Systematik schon lange darauf geführt, „daß der Bau der Gonophoren nicht in erster Reihe zur Grundlage der Einteilung gemacht werden kann (K. BONNEVIE, 1897/98, p. 466).“

So scheint mir auch eine Betrachtungsweise bedenklich, welche die Gonophoren als solche für sich zum Gegenstand einer phylogenetischen Spekulation macht. Zu einer richtigen Vorstellung über die phylogenetische Beziehung einzelner Merkmale im Entwicklungsgang der Hydroiden-Arten, wie ihre Gonophoren, kann man nicht kommen durch einen Vergleich lediglich dieser einzelnen Stockorgane oder Organe einzelner Hydranthen, sondern nur durch die Berücksichtigung aller vergleichend-anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen. So scheint mir eine Untersuchung der die Sexualsprosse hervorbringenden Arten innerhalb der einzelnen Gattungen und Familien für die Beurteilung der phyletischen Stellung der Gonophoren unerlässlich; denn nur empirische Arten können miteinander in realer Verwandtschaftsbeziehung stehen. Daran hätte sich eine Diskussion der Verwandtschaft der Familien nach dem Gesamtaufbau der unter sie fallenden Arten anzuschließen, die dann erst über den gesamten Weg einen Aufschluß geben kann, den ein einzelnes Artmerkmal, eine spezialisierte Individuenform der Hydroidenstücke im Laufe der Phylogense gegangen sein mag.

Diese Aufgabe wird wesentlich erleichtert durch die systematisch-faunistischen Arbeiten der letzten Jahre, unter denen nur die von BILLARD (1904 u. a.), BONNEVIE (1898, 1899), BROCH (1903, 1905), HARTLAUB (1894, 1897, 1901), MOTZ-KOSSOWSKA (1905, 1907/08), SCHNEIDER (1898) und STECHOW (1909) hervorgehoben seien. Wir werden öfters auf sie zurückkommen.

Die folgenden Blätter enthalten einen Versuch, in der ausgeführten Richtung die Kenntnis der Ontogenie und der Phylogenie der Geschlechtsindividuen der Hydroiden zu erweitern.

Das Material, an dem ich meine Untersuchungen begann, stellte mir Herr Geheimrat Prof. WEISMANN zur Verfügung. Hierfür wie für das rege Interesse, das er stets meiner Arbeit entgegenbrachte, meinem hochverehrten Lehrer auch an dieser Stelle zu danken, ist mir eine gern erfüllte Pflicht. Gelegenheit, lebende Hydroiden zu beobachten und selbst zu fixieren, hatte ich dann im Frühjahr 1908 während meines Aufenthalts an der Neapler Zoologischen Station. Außerdem verdanke ich noch reiches Material der Liebenswürdigkeit von Herrn Privatdozent Dr. W. SCHLEIP und Herrn H. v. ALTEN, die an der norwegischen Küste für mich Hydroiden konservierten.

Die Fixierung meines Materials war verschieden; hauptsächlich kamen Sublimatgemische zur Anwendung. Besonders Sublimat-Essigsäure, wie sie in den Flüssigkeiten von GILSON-PETRUNKEWITSCH und KAISER angewandt werden, leisteten mir gute Dienste. Es handelte sich für meine Zwecke nicht nur um einwandfreie Fixierung der Plasmastrukturen, sondern auch um möglichst deutliche Darstellbarkeit der Zellgrenzen, besonders der Stützlamelle, die ein wichtiges Hilfsmittel für die Abgrenzung der Blätter des Hydroidenkörpers gegeneinander bildet. Sie, wie überhaupt die Zellgrenzen, finde ich in den mit Sublimat-Eisessig (ev. + Salpetersäure) fixierten Exemplaren besonders deutlich erhalten. Je nach der angewandten Färbung ist die Stützlamelle in den Präparaten dann scharf, wie mit der Reißfeder eingezeichnet, schwarz oder rot tingiert.

Zur Färbung der Schnitte, die fast ausnahmslos nach Einbettung in Celloidin-Paraffin, selten nur Paraffin allein, in der Dicke von 5, 7,5 oder 10 μ angefertigt waren, verwandte ich hauptsächlich die HEIDENHAIN'sche Eisenhämatoxylinmethode unter Vorfärbung mit Bordeauxrot oder Nachfärbung mit Eosin oder Orange G. Auch die einfachen Doppelfärbungen mit Hämatoxylin (DELAFIELD) oder Hämalan (P. MAYER) und Pikrokarmin kamen zur Anwendung, seltener Boraxkarmin oder Alaunkarmin und Bleu de Lyon, welche zwar die allgemeinen Verhältnisse gut wiedergeben und manchmal auch das verschieden strukturierte Plasma im Ectoderm und Entoderm different färben, aber für die scharfe Abgrenzung der Zellen

voneinander lange nicht so tauglich sind wie die zuerst genannten Färbungen.

Spezieller Teil.

A. Athecata.

Unter den Athecaten haben sich jedenfalls die Claviden und die Coryniden in dem Aufbau ihrer Kolonien und der Organisation ihrer Einzelhydranthen am meisten ursprüngliche Charaktere bewahrt. Unter den andern Athecatenfamilien kann man 2 Reihen unterscheiden, von denen sich die eine an die Coryniden, die andere an die Claviden anschließen läßt. Mit der systematischen Gruppierung der Hydroiden nach ihren vegetativen Stockteilen geht parallel die Einteilung ihrer Medusen in Familien, die an sich rein auf den Bau der Quallenform gegründet ist. Gehören die Polypenstücke einer systematischen Gruppe an, so sind auch die von ihnen hervorgebrachten Geschlechtsmedusen ähnlich organisiert. So sind den Athecatengruppen die verschiedenen Anthomedusenfamilien des HAECKEL'schen Systems, die Codoniden, Cladonemiden, Tiarriden und Margeliden, zugeordnet. Auch in der Ausgestaltung ihres Baues sprechen sich die verwandtschaftlichen Beziehungen aus, welche sich aus der Organisation der zugehörigen Polypen erschließen lassen.

Einer Reihe gehören mit den Coryniden die Pennariden und Tubulariden an. Im Aufbau des Polypenkörpers, besonders in der Stellung und Differenzierung der Tentakel, finden sich bei diesen Familien Verhältnisse, die sich von den einfachern bei den Coryniden durch eine Spezialisierung in verschiedener Richtung ableiten lassen. Wenn auch der Polypenbau im einzelnen sehr weitgehend divergiert, sind doch Übergänge genug vorhanden, die zwischen den extremen Formen vermitteln. Die geknüpften Tentakel, die den Coryniden und den ihnen zunächst stehenden Formen eigen sind, werden unabhängig in verschiedenen Gruppen durch fadenförmige ersetzt. In allen 3 Familien kommen als Medusen entwickelte Geschlechtsindividuen vor. Sie stimmen bei allen weitgehend überein. Die Medusen der Tubulariden gehören ebenso wie die der Coryniden der Familie der Codoniden an. Es sind dies Medusen mit 4 Radiärkanälen und 4 Marginaltentakeln, deren Zahl jedoch sekundär reduziert sein kann.

Eine 4. Familie läßt sich in dieser Reihe unterscheiden: die

Cladonemiden. Nach ihrem Trophosom schließen sich diese gut vermittelt an Coryniden an. Aber ihre sehr abweichend gestalteten Medusen repräsentieren eine getrennte Gruppe: die HAECKEL'schen *Cladonemidae*. Sie zeichnen sich durch eine Erhöhung der Radienzahl (bis auf 8) und durch zusammengesetzte gefiederte oder verästelte Tentakel aus. Innerhalb der Familie kommt es zur Ausbildung der Tentakel zu einem Wandelapparat und zur Reduktion des Velums. In Anbetracht dieser abgesonderten Geschlechtstiere empfiehlt es sich doch, die ganzen Formenzyklen dieser Arten als Familie für sich den andern gegenüberzustellen.

Mit den Claviden gehören die Bougainvilliden (*Hydractinidae* und *Atractylidae*) zur 2. Athecaten-Reihe. Die letztern umfassen zahlreiche Formengruppen, die unter sich ziemlich nahe verwandt scheinen. Die stets fadenförmigen Tentakel sind bei den Claviden zerstreut, bei den andern in einem distalen Kranze angeordnet. In den Gruppen der Claviden und Bougainvilliden kommen Medusen neben sessilen Gonophoren vor. Die Medusen gehören den Tiariden und Margeliden an. Doch ist eine genaue Zuordnung der reifen Geschlechtstiere und der betreffenden Polypenstöcke erst in geringem Umfange möglich.

Etwas abseits stehen die Eudendriden, wenn sie auch jedenfalls diesem Formenkreise angehören.

I. Reihe.

1. *Corynidae*.

Bei den Coryniden sind die geknöpften Tentakel über den spindel- bis keulenförmigen Hydranthen verstreut. Zwischen ihnen oder unterhalb der Tentakelregion sprossen die Gonophoren hervor. Selten steigen sie selbständig vom Rhizom auf. Ihre Ausbildung ist sehr verschieden. Außer Codoniden-Medusen kommen sehr einfach gebaute Gonophoren (= „Sporophoren“) vor sowie auch weite sackförmige Gonophoren mit geräumiger, von Ectoderm ausgekleideter Innenhöhle wenigstens im weiblichen Geschlecht.

Ich gebe im Folgenden die Untersuchung der Gonophorenentwicklung von 3 Coryniden: *Syncoryne sarsii* LOVÉN, *Coryne fruticosa* HINCKS und *Cladocoryne floccosa* ROTCH.

Nach der Art ihres Gonosoms trennte man die Gattungen *Syncoryne* und *Coryne*. Doch werden die beiden Artengruppen heute vielfach zusammengezogen (K. C. SCHNEIDER, K. BONNEVIE, H. BROCH),

da die Verschiedenheit der Trophosome äußerst gering ist. *Cladocoryne* mit ihren verzweigten Tentakeln bildet eine etwas abseits stehende Gattung.

Syncoryne.

An einer *Syncoryne* hat AGASSIZ die ersten eingehenden Untersuchungen über Medusenentwicklung angestellt, F. E. SCHULZE hat die Quallenbildung an einer *Syncoryne* beobachtet, und auch GOETTE hat neben andern Medusen *Syncoryne sarsii* LOVÉN behandelt. Alle drei Untersucher kamen zu wesentlich verschiedenen Resultaten.

Mir lagen *Syncoryne sarsii* LOVÉN und *Syncoryne pulchella* GAERTN. aus dem Golf von Neapel vor. Die Entstehung der Medusen fand ich bei beiden Arten bis in Einzelheiten gleich; ich werde daher im Folgenden nur *Syncoryne sarsii* berücksichtigen. Ich gehe auf die Medusenentwicklung dieser Form ausführlich ein, da ich im Verlauf der Untersuchung stets auf sie vergleichend zurückgreifen werde. In vielen Punkten können meine Befunde GOETTE'S Angaben durchaus bestätigen, während ich ihm in einigen nicht völlig beistimmen kann.

Die Gonophoren tragenden Hydranthen sind nicht als differente „Blastostyle“ entwickelt. Sie besitzen einen offenen Mund und Tentakel ganz wie die andern Personen der Kolonie. Die Medusknospen sind bei *Syncoryne pulchella* in einem einzigen Kranz unterhalb der Tentakelregion dicht gedrängt angeordnet. Bei *Syncoryne sarsii* sind sie zwischen den Tentakeln verteilt. Häufig kommen aus der Basis einer ältern Knospe, aus der Region, wo ihr Stiel in die Polypenwand übergeht, noch jüngere Knospen hervor (vgl. Fig. 14, Taf. 4), so daß kleine, kurzgestielte Knospentrauben entstehen. Eine bestimmte Stellung zu den Tentakeln, wie sie bei *Coryne fruticosa* HINCKS vorliegt, läßt sich nicht bemerken.

In der Medusenentwicklung lassen sich verschiedene Perioden unterscheiden, die sich natürlich nicht scharf, aber durch das Auftreten neuer Organanlagen oder das Eintreten wichtiger Veränderungen an denselben doch ziemlich deutlich voneinander abgrenzen:

1. Auftreten der zweiblättrigen Knospe.
2. Anlage der Radialschläuche und des Glockenkerns.
3. Bildung des Manubriums, der Randwülste, der Entoderm-lamelle und des Ringkanals.
4. Auswachsen der Tentakel, Durchbruch des Velums.

5. Ausbildung der histologischen Struktur der Medusenblätter, Durchbruch des Manubriummundes und Loslösung der Meduse.

1. Untersucht man Hydranthen, die in Medusenknospung begriffen sind, auf Schnitten, so sieht man zwischen den gastraln Entodermzellen eine Gruppe dunklerer und schmalerer auftreten, die in lebhafter Wucherung sind. Sie bilden eine kleine Vorwölbung der Stützlamelle nach außen. In entsprechendem Umfang findet auch eine Kernvermehrung im Ectoderm statt, so daß eine zweiblättrige kleine Knospe aus plasmareichen Zellen entsteht (Fig. 1). Mitosen sind erklärlicherweise im Ectoderm wie im Entoderm in diesen Stadien häufig anzutreffen. Während sich die Knospe weiter vorwölbt, ist an der Kuppe die Wucherung der Zellen im Ectoderm und Entoderm besonders stark. Die Stützlamelle ist stets deutlich zwischen den beiden Blättern wahrzunehmen und distinkt färbbar; doch ist sie offenbar sehr plastisch und leicht verschiebbar. Überall, wo die Wände der Entoderm- und Ectodermzellen auf sie auftreffen, ist sie ein wenig ein- oder ausgezogen. Als Basalmembran der Zellen, die auf ihr stehen, wächst sie mit der basalen Fläche des Epithels.

2. Nachdem die Knospe noch ein Stück weit vorgewachsen ist, beginnen an der Knospenspitze die ersten Veränderungen, die zur Entfaltung der Medusenorgane führen: es bilden sich die Radialschläuche des Entoderms und der Glockenkern.

Die Kuppe des Entodermschlauchs der Knospe plattet sich an der Spitze ab, und in 4 Radien hebt sie sich außen nach oben, so daß vier Zipfel entstehen, zwischen denen die ebene Decke des Entodermschlauchs liegt. In den jüngsten Stadien machen sich diese Ausbuchtungen des Gipfels des Knospentoderms als vier seichte radiale Rinnen bemerkbar, die man auf genau quergeführten Schnitten durch die Knospenspitze sieht (Fig. 2). Sie sind auf die distale Hälfte der Knospe beschränkt. Auf entsprechend liegenden Längsschnitten erscheinen sie als kleine seitliche Auswölbungen des Gastrallumens nach oben (Fig. 3 r). Bald findet man auch auf Querschnittserien die 4 Zipfel als hohle radiale Kuppen, zwischen denen die ebene Endplatte (*sp*) des Entoderms liegt (Fig. 4). Die 4 Entodermzipfel sind Anlagen der „Radialschläuche“, welche, wie GOETTE nachgewiesen hat, die Grundlage für die Bildung der Radiärkanäle und des gesamten umbrellaren Entoderms liefern. Sie sind voneinander getrennt durch 4 interradianale Falten des Entoderms (Fig. 4 *if*), die von der flachen Decke in der Mitte nach der Außenfläche des

Entodermis Schlauchs führen. Textfig. A stellt die Bildungsprozesse dieses Knospungsstadiums in schematischer Rekonstruktion dar.

Die interradialen Falten (Fig. 4 und Textfig. A *if*) sind im Anfang auf das distale Knospenende beschränkt; später laufen sie in der im Schema angedeuteten Weise auf der Außenseite des Entoderms noch etwas abwärts, so daß das Lumen der Knospe unmittelbar unter der Wurzel der Radialschläuche durch sie in den Interradien eingeengt wird (vgl. Fig. 13 *if*). Zwischen den Falten, die basal in einer Epithelerhöhung flach auslaufen, setzt sich das Lumen des darüber beginnenden Radialschlauchs in einer seichten Rinne fort. Man trifft also nach Bildung der Schläuche unterhalb der Spitze auf Querschnitten das Bild, das vorher (Fig. 2) die Entodermkuppe bot.

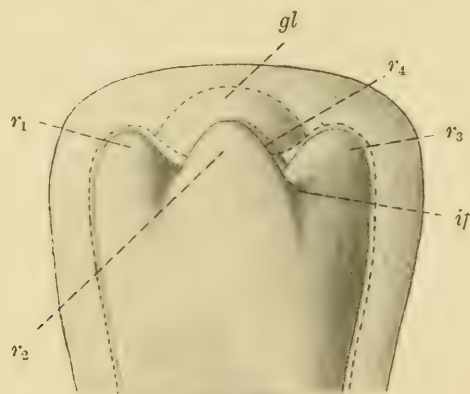


Fig. A.

Schematische Rekonstruktion der Bildung der Radialschläuche und des Glockenkerns bei *Syncoryne*.

r_1 — r_4 Radialschläuche, *if* interradiale Trennungsfalten zwischen ihnen, auf die Außenfläche des Entoderms übergreifend. *gl* Glockenkernanlage.

Diese radialen Entodermrinnen der Medusenknospe und die sie voneinander trennenden „Täniolen“ (Fig. 2 u. 13 *if*) vergleicht GOETTE mit den Gastralrinnen und „Täniolen“ der Hydranthenköpfchen. Er hält sie „für in jeder Hinsicht übereinstimmende Teile“, für phyletisch wichtige Homologien zwischen Gonophoren und Hydranthen. Schon HADŽI (1909b) hat sich gegen diesen Vergleich gewandt; auch ich halte diese Homologie für keineswegs überzeugend. Im Polypkörper handelt es sich nicht um bestimmt gestellte Einfaltungen des Entoderms. Es sind längsverlaufende Zellwülste von wechseln-

der Zahl. Ihre Zellen stehen überall auf der Stützlamelle, und ihr weites Vorspringen in den Gastralraum beruht auf der eigentümlichen histologischen Differenzierung des Epithels in diesen Längslinien. In der Medusenknospe handelt es sich um richtige Faltungsprozesse, die nur von einer Verdickung des Epithels (Fig. 2) eingeleitet werden. Dann hebt sich das Ectodermepithel in einer richtigen Falte von der Stützlamelle ab. Die Interradialfalten beginnen als tiefe Trennungsbuchten zwischen den sich emporhebenden Radialzipfeln und schneiden erst später weiter proximalwärts ein. Ihre Entstehung ist eine Folge der Bildung der Radialschläuche, deren Ausstülpung damit auch auf die Seitenwände des Entoderms übergreift. Freilich sind sie in den spätern Stadien der Medusenknospung mehr und mehr nach der Basis zu anzutreffen. Dieses Vorrücken steht jedoch im Zusammenhang mit einem besondern Bildungsprozeß, auf den wir später kommen werden.

Während sich im Umfang der Entodermkuppe die Radialschläuche emporheben, beginnt im Ectoderm über der in der Mitte bleibenden Entodermplatte die Bildung des Glockenkerns (Textfig. A *gl*).

Bei der Streckung der Knospe ist das Ectoderm gegenüber den Anfangsstadien wieder niedriger geworden und ist im ganzen Umfang der fingerförmigen Ausstülpung einschichtig (Fig. 3). Nur an der Kuppe finden wir eine starke Kernvermehrung und Zellwucherung. In einem kleinen, polar gelegenen Bezirk sind die Zellen dicht gedrängt und plasmareicher als in der Umgebung: sie zeichnen sich daher in den Präparaten durch eine dunklere Färbung aus (Fig. 3 *gl*). Diese Zellen strecken sich und wuchern in die Tiefe. Es treten Teilungen auf, und zunächst rückt wohl ein Teil der so entstandenen Zellen von der Oberfläche ab, während der andere oben bleibt. Dies ist aber nur im Anfang der Fall; dann wird der ganze Komplex der fein granulierten Zellen, der in Fig. 3 noch die Spitze einnimmt, in die Tiefe gesenkt, und das blasse Deckepithel, in dem die Zellen viel größer und platter sind, zieht sich wieder über dem Häufchen von „Knospungszellen“ zusammen (Fig. 5). So entsteht zunächst eine Verdickung des Epithels an der Knospenspitze, die zwischen den 4 Radialschläuchen in die Tiefe reicht (Textfig. A *gl*). Nur die unmittelbar polar gelegene Ectodermregion beteiligt sich an dieser Einwucherung; daher schieben sich bei der zunehmenden Vermehrung der in die Tiefe rückenden Zellen die in der Peripherie gelegenen nach den Seiten unter das umgebende Epithel

hinunter. Infolge dieses Auswachsens der Zellen von einem eng lokalisierten Keimungsbezirk ist die Achse der Zellen schon von Anfang an etwas gegen den Pol der Knospe zu nach innen geneigt (Fig. 5), und bei tieferer Einsenkung der mittlern Zellen kommt gleich eine radiäre Anordnung der Zellen zustande, die in Fig. 6 zum Ausdruck kommt. Der eingewucherte Zellenkomplex hat sich vom Rande her etwas zusammengezogen und bildet einen etwa halbkugligen Pfropf. Nun beginnt die Loslösung der Glockenkernanlage von der äußern Epithelschicht, die wir künftig mit GOETTE als „Außenectoderm“ bezeichnen werden. Es tritt zunächst ein kleiner Spaltraum auf zwischen den radiär gestellten Zellen des Knospenkerns und den an der Oberfläche liegenden Zellen (Fig. 6). Dann sondern die im epithelialen Verbande oben liegenden Zellen sich durch eine basale Grenzlamelle von den eingewucherten ab (Fig. 7), und damit ist die Trennung des Glockenkerns („Innenectoderm“) oder der Subumbrellaanlage vom Außenectoderm vollzogen. Nach dem Schnitt, der Fig. 7 zugrunde liegt, könnte man vielleicht im AGASSIZ'schen Sinne glauben, es liege ein Stadium vor, in dem eben der hinabsinkende Glockenkern die Entodermkuppe zu einer doppelwandigen Entodermllamelle eindrücke. Die Durchsicht der ganzen Serie zeigt aber, daß es sich in dem vorliegenden Schnitt um einen annähernd interradialen handelt; auf den mehr tangential gelegenen Schnitten werden die Anlagen der Radialschläuche bis zum Grunde getrennt gefunden. Ein Schnitt durch eine Knospe gleichen Alters, der fast genau radial geführt ist (Fig. 8), zeigt auch deutlich, daß die Glockenkernanlage zwischen die Radialschläuche eingesenkt ist. Querschnitte zeigen vollends überzeugend, daß ein doppelwandiger Entodermbecher nicht vorliegt, sondern, wie GOETTE zeigte, 4 getrennte Radialschläuche.

Der Glockenkern stellt noch eine auf der mittlern Entodermplatte ruhende Masse radial gestellter Zellen dar. Die Form der Anlage ist napfförmig. In der Mitte wird ein Hohlraum eingeschlossen, der nach oben direkt an die Basallamelle der Außenschicht stößt (Fig. 7 u. 8). Nun vermehren sich die Zellen des Glockenkerns und wuchern auch unter dem Epithel hin, so daß sich die Höhlung völlig abschließt (Fig. 9). Damit ist die „Glockenhöhle“ zustande gekommen. Nach den Bildern, die ich von *Syncoryne* erhielt, tritt also die Glockenhöhle äußerst früh als Spaltraum zwischen den sich in die Tiefe senkenden Zellen und den epithelialen Zellen der Ober-

fläche auf (Fig. 6). Eine spätere Aushöhlung einer kompakten unregelmäßigen Zellenmasse liegt also nicht vor.

In den folgenden Stadien werden die bisher nur leicht distal angeschwollenen Knospen immer mehr birnförmig. Der basale Teil zieht sich ein und wird zu einem ziemlich dünnen Stiel, während die Kuppe durch das Wachstum der Radialschläuche und des Glockenkerns stark anschwillt. Fig. 10—13 geben Schnitte durch solche Stadien wieder. Der Glockenkern hat sich tiefer zwischen die verlängerten Radialschläuche eingesenkt. Im Längsschnitt (Fig. 10) erscheint er spitz dreieckig: er ist ringsum von hohen radiär gestellten Zellen begrenzt. Der Querschnitt (Fig. 12) gibt über seine räumliche Gestalt Aufschluß. Er ist in Anpassung an die Radialschläuche vierkantig. Seine Kanten sind scharf und keilen sich zwischen die noch immer völlig getrennten Schläuche etwas hinein. Jedoch nur in der Basis (Fig. 10) erreichen sie völlig das Außenectoderm und hängen noch längere Zeit daran fest („Subumbrellarzipfel“ GOETTE). Der Querschnitt des Glockenkerns ist am größten an der Basis und verengert sich nach der Spitze zu, so daß das ganze Innenectoderm die Gestalt einer Pyramide hat. Der interradiale Schnitt Fig. 10 zeigt deutlich, daß auch jetzt ein doppelwandiger Entodermbecher nicht vorliegt. Die basal in der Mitte zwischen den Wurzeln der Radiärkanäle liegende Entodermplatte („Spadixplatte“, *sp*) ist fast eben, nur ganz wenig nach unten gewölbt, und biegt interradiäler (Fig. 10 links) unmittelbar in die Seitenwände des Entodermschlauchs um. Anfänglich neigen sich die Radialschläuche distal über dem pyramidenförmigen Glockenkern etwas gegen die Mitte zusammen. Doch bald vergrößert sich die ursprünglich kleine Berührungsfläche zwischen der Kuppe des Glockenkerns und dem Außenectoderm, und der Glockenkern nimmt damit die Gestalt eines Pyramidenstumpfes an. Seine Deckfläche bildet mit dem Außenectoderm die „Velarplatte“.

Im Außenectoderm hat sich unterdessen eine histologische Differenzierung vollzogen: Es haben sich, besonders gegen das distale Ende zu, Nesselkapseln entwickelt (Fig. 9 ff. *nk*). Der Querschnitt Fig. 12 zeigt das Ectoderm in den Interradien verdickt. Es senkt sich hier mit einer mehrschichtigen Kante zwischen die Radialschläuche ein. Hier liegen stets besonders zahlreiche Nesselkapselbildungszellen (*nkz*) in Gruppen zusammen. Ihr Plasma ist dunkler als das der übrigen Ectodermzellen, und in ihm findet man die verschiedenen Vorstadien der Kapsel.

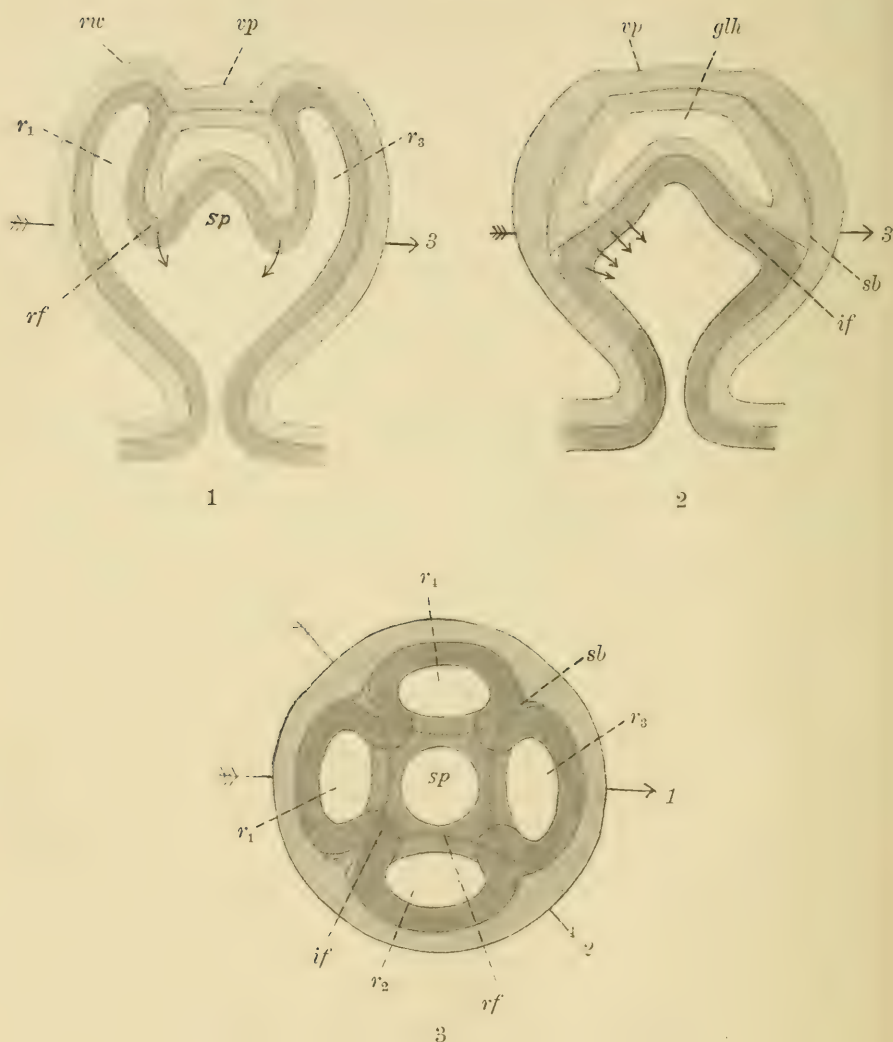


Fig. B.

Schematische Bilder der Medusenentwicklung. 1 radialer, 2 interradiar Längsschnitt. 3 Querschnitt (vgl. die Pfeile).

r_1-r_4 Radialschläuche. sp Spadixlumen. rf Umschlagsrand vom Spadixentoderm in die Innenwand der Radialschläuche. if Interradialfalten. sb Subumbrellarzipfel. vp Velarplatte. glh Glockenhöhle. rv Randwülste.

Die kleinen Pfeile in Fig. 1 u. 2 und die punktierte Linie ($rf-if$) in Fig. 3 bezeichnen die abwärts wachsenden Faltenkanten.

3. Die folgende Entwicklungsperiode wird von der Bildung des Manubriums eingeleitet. Das Entoderm der Spadixplatte (Fig. 10 *sp*) beginnt zu wuchern und das darüberliegende basale Epithel der Glockenhöhle vorzudrängen. Es bildet den Spadix des Manubriums, das zapfenförmig in die Glockenhöhle hineindringt und schließlich fast ihren ganzen Raum einnimmt (Fig. 14). Die Entodermwucherung ist sehr stark; sie führt zu einem dicken, mehrschichtigen Cylinderepithel. Auf die Bildung des Manubriums wird die ganze Spadixplatte, also der ganze Boden der Glockenhöhle, verwandt. So biegt, wie dies GOETTE auch für *Podocoryne* beschreibt, die entodermale Auskleidung des Manubriums unten einmal unmittelbar in die Innenwand der Radialschläuche um, und ferner geht sie durch die interradianalen Falten zwischen den Radialschläuchen unmittelbar in die Wand der Gastralhöhle über. Schnitte in radialer und interradianaler Richtung, wie sie Textfig. B schematisch wiedergibt, erläutern diese Verhältnisse.

Während dieser Vorgänge verläuft ein eigentümlicher Bildungsprozeß, der schon in der vorangehenden Entwicklungsperiode begonnen hat. GOETTE hat zum erstenmal bei *Podocoryne carnea* auf ihn aufmerksam gemacht. Er fällt sofort in die Augen, wenn man Fig. 9, 11, 14 und das ältere Stadium Fig. 21 miteinander vergleicht. Die Gastralhöhle (*gh*) der Knospe wird immer mehr verengert. Die umbrellaren Teile wachsen augenscheinlich abwärts. Die Veränderungen der Medusenblätter, die dazu führen, daß Radialschläuche und Spadix sich nach der Knospenbasis zu verlängern, hat GOETTE, wie ich glaube, nicht ganz richtig aus den Schnittbildern erschlossen. Er nimmt an, daß die Falten (Täniolen) der Seitenwand immer tiefer werden und sich über den Rinne, in welche die Lumina der Radialschläuche auslaufen, vereinigen, daß also ihre Ränder sich aneinanderlegen und verschmelzen und so „nach außen die Basen der Schläuche und nach innen die Basis des Spadix hergestellt werden“. Auf diese Weise wäre allerdings die Verlängerung des Lumens der Radialschläuche und des Spadix verständlich; doch müßte eine Aushöhlung der soliden Verschmelzungstreifen von oben her dazukommen; denn dem Abwärtsrücken der Wände dieser entodermalen Hohlbildungen folgt im Umkreis um die Basis des Spadix der Glockenkern nach, der auch immer weiter nach dem Stiele hinabgreift und damit auch die Glockenhöhle abwärts erweitert.

Ich habe nie in den Serien ein Bild gefunden, das auf einen

Verschmelzungsprozeß zwischen den Faltenrändern hindeutete. Wenn man in einer Querschnittserie durch eine Knospe etwa im Alter der in Fig. 11—14 wiedergegebenen aufwärts steigt, so findet man zunächst die erwähnten seichten Rinnen, dann springen die interradianalen Falten vor, sehr schwach zunächst, dann plötzlich sehr stark, und dann „sieht man unmittelbar, wie die breiten Faltenränder sich über den Rinnen so verbinden, daß nach außen die Basen der Schläuche und nach innen die Basis des Spadix hergestellt werden“. Fig. 13 zeigt auf einem etwas schräg geführten Querschnitt auf den beiden Seiten die Verhältnisse in zwei dicht aufeinanderfolgenden Höhenlagen. Die Verbindung der Falten (*rf*) über der Rinne stellt nichts anderes dar als ihren Übergang in die auf frühen Stadien noch ebene Spadixplatte. Ich verweise vorausgreifend auch auf die entsprechenden Schnitte aus Serien von *Cladonema radiatum* (Fig. 38b) und *Podocoryne carnea* (Fig. 55a). In allen derartigen Querschnitten in der Höhe der Radialschlauchwurzeln trifft man die interradianalen Falten (cf. Textfig. A und Fig. 4 *if*) in ihrer tiefsten Einsenkung zwischen den Radialschläuchen, da wo sie in die einheitliche Endplatte des Entoderms übergehen. Wenn nun der Spadix schon gebildet ist, gehen die interradianalen Falten nicht mehr in eine Spadixplatte über, sondern sie laufen in der aufsteigenden Wand des Spadix aus. Dieses Verhalten zeigt jeder interradianale Schnitt, wie ihn die schematische Textfig. B2 wiedergibt. Der Vergleich mit dem Querschnitt B3 zeigt unmittelbar die Fortsetzung der innern Faltenkante (*if*) in das Spadixentoderm. Aber auch eine seitliche Vereinigung der Faltenränder, wie sie der Schnitt in Fig. 13 zeigt, ist ohne weiteres verständlich. Seitlich gehen die Faltenränder in dem Umschlagsrande des Spadix in die Radialschläuche (*rf*) über. Er wird in nach oben aufsteigenden Serien von unten her angeschnitten. Dies veranschaulicht auch der Vergleich mit den Längsschnittbildern (Fig. 14, Textfig. B1, 2). Wenn man nun den Verlauf der Einfaltung des Entoderms auf dessen Außenfläche verfolgt, so findet man, daß die Interradianalfalten, die von den Seitenwänden zwischen den Radialschläuchen hinauflaufen, innerhalb derselben übergehen in die Falte zwischen Spadix und Radialschläuchen. So ist also jeder Radialschlauch von dem benachbarten und vom Spadix getrennt durch eine Falte, die in geschwungener Linie von innen oben nach außen unten zieht (*rf*—*if* in Textfig. B3). In diesem Faltungssystem des distalen Entoderms liegt der Glockenkern mit seiner Basis, die wie sein ganzer Querschnitt

(Fig. 12) vierkantig ist. Nach unten springen die Kanten sehr scharf vor und sind nach abwärts ausgezogen: sie reichen in den interradialen Falten mit den Subumbrellarzipfeln an das Außenectoderm (Textfig. B2 u. B3 *sb*).

Der Vergleich von Schnittserien durch aufeinanderfolgende Stadien zeigt nun, daß, während die Radialschläuche auch distal weiter wachsen, diese Falten sich von oben und außen nach unten und innen durch ein starkes Wachstum des Entoderms in den basalen Regionen der Schläuche und des Spadix vertiefen. Die Radialfalten und der Umschlagsrand vom Spadix in die innere Radialschlauchwand schneiden immer tiefer ein in der Art, wie die punktierte Linie in Textfig. B3 und die Pfeile in B1 u. B2 andeuten. Dieser Einfaltung folgt der Glockenkern mit der Glockenhöhle nach. So erklärt sich vollständig, daß man auf Stadien von zunehmendem Alter die interradianalen Falten und ebenso ihre Vereinigung über den Rinnen, d. i. den mit ihnen kontinuierlich zusammenhängenden Faltenrand zwischen Spadix und Radialschläuchen, immer tiefer trifft.

Der einheitliche Entodermschlauch unter der Anlage der umbrellaren Organe teilt sich also durch das Abwärtswachsen der Interradialfalten und des mit ihnen zusammenhängenden radialen Umschlagsrandes vom Spadix in die Radialschläuche immer mehr nach der Basis durch.

Dieser Prozeß findet erst dann sein Ende, wenn die ganze Gastralhöhle bis auf einen niedrigen vierzipfligen Raum, von dem die Radiärkanäle ausgehen, verdrängt ist (Fig. 21 *gh*).

Während der Manubriumbildung im Innern wölben die Enden der Radialschläuche das sie bedeckende Außenectoderm zu den vier radialen Randwülsten (Fig. 14 *rw*) vor, welche die Tentakelbasen abgeben. Durch sie wird die Velarplatte seitlich überwölbt, und auf radialen Schnitten erscheint sie von der Oberfläche eingesenkt (Fig. 14). Dies ist jedoch nicht der Fall. Interradial geht sie zwischen den Randwülsten unmittelbar in die Außenwand der Knospe über (Textfig. B2).

An den Radialschläuchen vollziehen sich in diesen Stadien noch weitere wichtige Veränderungen, die zur Bildung der definitiven Radiärkanäle, der sie im ausgewachsenen Zustand verbindenden einschichtigen Entodermlamelle und des Ringkanals führen.

Querschnitte durch Medusenknospen des Stadiums der Fig. 14

in mittlerer Höhe (Fig. 15) zeigen den Beginn der Bildung der Entodermilamelle. GOETTE hat diesen Vorgang zum erstenmal beschrieben. Die Seitenkanten der Radialschläuche werden in dünne Platten ausgezogen; „diese bestehen von Anfang an aus einer einzigen Zellenlage, und nirgends fand ich eine Andeutung davon, daß auch die angrenzenden Teile des die Lichtung umschließenden Epithels in jene Platten hineingezogen würden, daß diese aus einer Duplikatur des Entoderms hervorgingen. Jeder Radialschlauch sondert sich mithin in seiner Breite in drei Abschnitte, einen mittleren (radialen), der die ursprüngliche Höhlung enthält und zum definitiven Radialkanal wird, und zwei seitliche solide und einschichtige Flügel, die als wirkliche Neubildungen aufzufassen sind“ (GOETTE, 1907, p. 17). Diese flügelartig auswachsenden Zellplatten bezeichnet GOETTE als „Umbrellarplatten“.

Ich kann die für *Podocoryne* u. a. gegebene Schilderung für *Syncoryne* vollständig bestätigen. An den Kanten der Radialschläuche bildet das Entoderm eine Wucherungszone. Mit dem Auseinanderücken der Schläuche bei dem zunehmenden Dickenwachstum der Knospe teilen sich die Zellen der Kanten lebhaft (Fig. 16, 17). Man findet viele Mitosen, die stets mit der Längsachse der Spindel in der Tangentialen eingestellt sind. Entsprechend stehen dann die neugebildeten Zellwände. So wuchert das Entoderm in einer einfachen Schicht zwischen Glockenkern und Außenectoderm hin. Die beiden Platten der benachbarten Kanten berühren sich in der Mitte (Fig. 16) und verschmelzen dann der ganzen Länge nach in den Interradiallinien (Fig. 17), eine einheitliche Zwischenlamelle bildend. Beim weiteren Wachstum der Knospe wird sie immer breiter unter entsprechender Zunahme der Zellenzahl.

Am obern Knospenrande, im Umfang der Velarplatte, bildet sich der Ringkanal. Auch hier wuchern die Kanten der Schläuche. Es bildet sich durch lebhaftes Kernvermehrung eine solide, mehrschichtige Wucherung an jedem Schlauch (Fig. 18, 19). Diese verwachsen in der Mitte; zwischen den Zellen tritt ein Spaltraum auf, der die Lumina der beiden Kanäle verbindet. Dieses Zwischenstück wird nun zu dem engen Verbindungskanal ausgezogen, während das Lumen der Schläuche unter den Randwülsten weit offen bleibt (Fig. 20, 21 *rwl*).

4. Von den Randwülsten erheben sich nun die Tentakel. Sie stellen hohle Ausstülpungen des entodermalen Epithels des distalen Endes der Radialschläuche dar (Fig. 21). Die Velarplatte öffnet sich

in der Mitte. Das Deckepithel der Glockenhöhle und das Außenectoderm verlöten: die Zellen beider Schichten werden niedriger, und die Anlage des Velums legt sich meist etwas gegen die Glockenhöhle hinein. Der prävelare Raum unter der Peridermhülle (*p*) wird nun für die Tentakel zu eng. Sie wenden sich nach der Glockenhöhle und wachsen durch die Velaröffnung in diese hinein. Um ihre Basis wird das Ectoderm vielschichtig und bildet die Randpolster, die bei andern Anthomedusen Ocellen tragen, die jedoch der Meduse von *Syncoryne* fehlen.

5. Die einzelnen Medusenteile sind damit in der Anlage vorhanden. Auch ihre histologische Ausbildung hat zum Teil schon begonnen. Ich verfolge diese Bildungsvorgänge nicht weiter. Keimzellen habe ich in allen frühern Knospungsstadien weder im Ectoderm noch im Entoderm finden können. Doch bei einigen der Ablösung ziemlich nahen Medusen sah ich im Ectoderm des Manubriums Zellen, die, wenig oder gar nicht größer als die umgebenden, auf der Stützelamelle unter dem übrigen Epithel lagen und sich durch dunkleres Plasma auszeichneten. Vermutlich handelt es sich um Keimzellen. Ihre Einwanderung habe ich nie gesehen, und ich glaube daher, daß sie an Ort und Stelle und zwar meist erst nach der Loslösung der Meduse entstehen. Goerre's entschiedene Angaben anderer Art scheinen auf Verschiedenheiten im Zeitpunkt der Keimzellendifferenzierung zwischen verschiedenen Stöcken hinzuweisen.

Nach Sprengung der Peridermhülle breiten sich die Tentakel frei aus. Nach einiger Zeit schnürt sich die junge Meduse, die man schon am Polypen sich lebhaft kontrahieren sieht, vom Polypen ab. Während ihres freien Lebens wachsen die jungen Quallen zur fertigen *Sarsia tubulosa* Lesson heran und werden geschlechtsreif.

Neben Syncorynen mit frei werdenden Sarsiden ist auch eine Anzahl von solchen beschrieben worden, die sessile Medusen hervorbringen.

Zunächst teilt Agassiz (1860–1862) mit, daß *Syncoryne mirabilis* Ag. am Anfang ihrer Fortpflanzungsperiode frei werdende Medusen, am Ende unvollkommene sitzende Medusenknospen bilde, die am Stocke selbst ihre Geschlechtsprodukte reifen lassen.

Wesentlich früher hat Lovén (1837) eine *Syncoryne ramosa* beschrieben und sehr gut abgebildet, die ohne Zweifel eine *Syncoryne*

mit sessilen in verschiedenen Stücken unausgebildeten Medusen ist. Im Manubrium dieser Quallenknospe reifen die Geschlechtsprodukte heran. Der obere Rand der Glocke zeigt vier (ausnahmsweise 5) knopfartige Randwülste. „Von der Basis des Magens gehen ebenso-viele Gefäße ab, welche aufwärts laufen und innerhalb der Fühler sich zu kleinen Cavitäten erweitern“ (p. 322). Vom Magen des Polypen durch den Gonophorenstiel ins Manubrium und durch die Radialgefäße sah Lovén eine „fortwährende Bewegung von Kügelchen“, das Zirkulieren des Gastralinhalts, dessen Gewimmel besonders stark in den Erweiterungen der Radialschläuche, in den Randwülsten, war. Die Glocke selbst machte lebhaft pulsierende Bewegungen.

Wir haben es also mit einer deutlichen sessilen Meduse zu tun, die am Stöcke geschlechtsreif wird. Radialschläuche, Glockenhöhle, Randwülste (Tentakelbasen), Manubrium und Subumbrellarmuskulatur sind vorhanden. Ob ein Velum und ein wegsamer Ringkanal im ausgewachsenen Zustande erhalten ist, muß nach Lovén's Schilderung fraglich bleiben.

Es ist ohne Zweifel von Interesse, daß unter den Coryniden auch unzweifelhaft reduzierte medusoide Gonophoren (wie bei Pennariiden und Tubulariden) vorkommen.



Coryne.

Die Gattung *Coryne* bietet für eine vergleichende Untersuchung der Gonophorenentwicklung besonderes Interesse. Der Aufbau der Polypen und der ganzen Stöckchen ist *Syncoryne* äußerst ähnlich. Der Bau der Gonophoren jedoch weicht von den Geschlechtsknospen der *Syncorynen* so weit ab, daß überhaupt keine Spur eines medusoiden Baues an ihnen zu finden ist. Die ganze Art der Gonophorenknospung ist von Anfang an gegenüber *Syncoryne* erheblich abgeändert.

Fig. C.

Coryne fruticosa. Gonophoren an der Tentakelbasis; von einem Knospungsort werden 2—3 zeitlich aufeinanderfolgende gebildet.

Meine Untersuchungen beziehen sich auf *Coryne fruticosa* HINCKS, die ich von der norwegischen Küste erhielt.

Die Gonophoren stehen in der Tentakelzone. Und zwar entsteht jede Knospe in nächster Nähe eines Tentakels, unmittelbar an seiner Basis (Textfig. C und Fig. 27). Es ist wohl für den Schutz der Geschlechtsindividuen von Bedeutung, daß sie von den Tentakeln überragt werden, deren Köpfe von Nesselkapseln dicht besetzt sind. Die Gonophoren selbst sind schutzlos, d. h. frei von Nesselzellen, im Gegensatz zu manchen andern Gonophorenknospen (*Syncoryne*, *Cladocoryne* etc.), in deren Ectoderm schon früh Cnidoblasten auftreten. An der Basis eines Tentakels kommen nacheinander mehrere (2–3) Gonophoren zur Entwicklung. Sie sind immer von erheblich verschiedenem Alter. Das eine ist schon recht weit entwickelt, wenn das zweite eben erst angelegt wird (Fig. 22).

Als erster Vorgang, der zur Bildung einer Geschlechtsknospe führt, zeigt sich in der Körperwand eine Veränderung der Zellen im Entoderm. Während die Zellen der Gastralhöhle sehr hoch sind und ein von zahlreichen Vacuolen durchsetztes Plasma mit vielen Nahrungseinschlüssen zeigen oder von Secretgranula erfüllt sind, tritt in einem kleinen Bezirk eine Wucherung indifferenter Zellen, die auf der Stützlamelle unter dem Epithel liegen, ein. Sie sind viel kleiner, und ihr Plasma färbt sich stark. Es ist frei von Vacuolen und fein granuliert. Diese „Knospungszellen“ bilden eine ganze Gruppe, die das gastrale Epithel auseinander drängt und so auch an das Gastrallumen gelangt, während sie die Stützlamelle etwas nach außen wölbt. Die darüber liegenden Ektodermzellen sind nicht merklich verändert. Die in der Umgebung recht starke Stützlamelle wird nun aufgelöst resp. verdünnt, und die entodermale Wucherung drängt sich gegen das Ectoderm vor, das dadurch vorgewölbt wird (Fig. 22). Zuerst ist von einem Hohlraum in dem Entodermzapfen überhaupt nichts zu sehen. Die Zellen liegen mehrschichtig und so dicht zusammengedrängt, daß das Bild ein wesentlich anderes ist als bei den einfachen Wandauswölbungen von *Syncoryne* (vgl. Fig. 14 *kn* und Fig. 1).

Aber auch später ist keine einfach zweiblättrige Knospe vorhanden wie bei vielen andern Hydroiden. In der Mitte weichen die Zellen zwar auseinander, und es entsteht ein Knospenlumen, das mit dem Gastralraum des Polypen in Zusammenhang steht. An der Spitze der Anlage aber liegen die Zellen nicht epithelial, sondern stets mehrschichtig übereinander gehäuft in einer dichten Wucherungs-

zone. An diesem Zellenmaterial der Spitze gehen nun merkwürdige Veränderungen vor sich, die WEISMANN für *Coryne pusilla* (1883, p. 49—53, tab. 13) beschrieben und abgebildet hat. Auch GOETTE geht auf diese Veränderungen bei der gleichen Form ein, wenigstens soweit sie das weibliche Geschlecht betreffen.

In Fig. 23 ist ein Längsschnitt durch eine Knospe von *Cor. fruticosa* im Beginn der entodermalen Differenzierung gezeichnet. Das Lumen der Gastralhöhle setzt sich nun kontinuierlich in die Knospe fort. Waren im Anfang alle Zellen der entodermalen Wucherung plasmareich und gleichartig „indifferent“, so beginnen jetzt die, welche an das Lumen der Knospe anstoßen, sich als gastrales Entoderm auszubilden. Ihr Plasma wird heller, Vacuolen und granuläre Einschlüsse treten in ihnen auf und zeigen, daß sie nun assimilatorische Funktion übernehmen. Zugleich beginnen sie auch ein Epithel zu bilden. Sie nehmen hochcylindrische Form an, und während sie vorher unregelmäßig mit den darunter liegenden Zellen verkeilt waren, flachen sie sich nun basal gegen dieselben ab. Die innern Zellen schließen sich so zu einem einschichtigen Entodermschlauch zusammen und heben sich an einigen Stellen schon deutlich von dem übrigen Knospenentoderm ab. Diese Trennung beginnt an der distalen Kuppe und schreitet proximalwärts fort. In der Folge tritt eine erst schwache, dann stärkere und schärfer tingierbare Grenzlamelle auf.

Der distale Rest der entodermalen Knospenzellen, der dem innern Epithel kappenartig aufliegt, zeigt noch eine weitere Differenzierung. Die Zellen, welche nach außen zu der Stützlamelle anliegen, platten sich ab und schließen sich enger zusammen. Sie bilden eine Wandschicht (*hz*, Fig. 24), die sich später ebenfalls durch eine Grenzlamelle gegen die übrigen Zellen absondert. Die Wandzellen entodermaler Abkunft stoßen proximal an den gastralen Entodermschlauch; sie bilden eine glockenartige Wölbung, deren Fuß auf diesem aufsteht und sich hier durch eine Stützlamelle auch von dem Gastralepithel absetzt. Im ganzen Umkreis hängen beide hier fest zusammen. Beim weitem Wachstum der Knospe bildet sich daher ringsum eine tiefe Einsenkung des gastralen Entoderms nach dem Rande der Hüllschicht zu (Fig. 26, 27), so daß leicht ein kontinuierlicher Übergang von dem einen in die andere vorgetäuscht wird.

Die weitere Entwicklung der Gonophoren verläuft einfach. Der kompakte Rest von Knospenzellen im Innern der entodermalen Hüll-

schicht erweist sich durch sein weiteres Schicksal als Gonadenanlage (*go*). Bis zum Stadium der Fig. 24 entwickeln sich männliche und weibliche Gonophoren von *Coryne* ganz gleich. Dann treten Verschiedenheiten auf, die aber nicht wie bei einigen andern Formen zu einem sehr differenten Aussehen der Gonophoren der beiden Geschlechter führen. Sie beziehen sich lediglich auf die weitere Verwendung der Zellen der Gonadenanlage. Während bei den männlichen zahlreiche Teilungen zu der dichten Masse der kleinen Spermatogonien führen, deren zahllose Kerne fast kein Protoplasma zwischen sich sehen lassen, vermehren sich die weiblichen Keimzellen nur noch in beschränktem Maße und beginnen stark zu wachsen. Anfänglich bilden sie noch eine mehrschichtige Zellenmasse; dann wird allmählich eine Schicht großer Zellen hergestellt. Auf diesem Stadium, das GOETTE in seiner fig. 146 abgebildet hat, liegen zwischen den großen Zellen, den jungen Oocyten 1. Ordnung, kleine Zellen, die sie als Füllgewebe umgeben. Mit dem Heranwachsen der Eizellen werden diese immer mehr zusammengepreßt; sie sind später immer noch zwischen der Oberfläche der Eier und der Stützlamelle gegen die Wandschicht, besonders in den Ecken zwischen den Eiern, wahrzunehmen. Mit dem weitem Wachstum platten sich die Eier gegeneinander ab und erhalten dadurch polygonalen Querschnitt. Sie stehen nun wie Pflastersteine ringsum auf dem Entodermschlauch des Gonophors, der noch stark in die Länge gewachsen ist. Wie auch WEISMANN bei *Cor. pusilla* bereits festgestellt hat, wachsen nicht alle diese Keimzellen zu definitiven Eiern heran. Viele bleiben im Wachstum nach einiger Zeit stehen und werden wieder kleiner. Sie werden vom Entodermschlauch abgedrängt und rücken zur Oberfläche, während unter ihnen die grösseren Eier sich wieder zusammenschließen (Fig. 25 *nz*). Sie lösen sich schließlich ganz auf. Sie stellen Nährzellen für die geringere Zahl der reif werdenden Eier dar. Außer durch Verbrauch eines Teiles der Schwesterzellen werden die Eier auch noch vom Entodermschlauch her ernährt. Dessen hochcyindrische Zellen sind völlig vollgepfropft mit resorbierten Substanzen, so stark, daß kaum die Wände zwischen ihnen zu sehen sind. Die Zellen der untern Partie quellen förmlich durch den Gonophorenhals hindurch in die Gastralhöhle des Polypen vor. Auch im Plasma der Eizellen macht sich der Zufluß von Nahrungsmaterial von der Basis her bemerkbar. Während es in den peripheren Regionen, in denen das heranwachsende Keimbläschen liegt, dicht und fein granuliert ist, zeigt

es nach der Basis zu ein lockeres Gefüge mit kleinen Vacuolen und größern blassen Einschlüssen. Offenbar erfahren die resorbierten Stoffe erst eine allmähliche Umwandlung in der Eizelle.

Im Umfang der Gonade sieht man noch immer die entodermale Hüllschicht von 2 Stützlammellen eingefaßt. Am distalen Pol ist sie stark verdickt. Über dieser Stelle befindet sich im Ectoderm ebenfalls eine Verdickung. Hier werden jedenfalls später die beiden Blätter sich zur Bildung der Gonophorenöffnung vereinigen.

Ganz ähnlich sind die männlichen Gonophoren gebaut. Zwischen den sich vermehrenden Keimzellen sind anfänglich auch Stützzellen zu sehen, die ein lockeres Hodenstroma bilden. Sehr bald werden sie durch die Ursamenzellen verdeckt und wohl auch verdrängt. Schließlich füllt eine dichte, im Längsschnitt hufeisenförmige Spermatocytenmasse den Raum zwischen Entodermschlauch und Hüllschicht aus.

Ältere Gonophoren standen mir nicht zur Verfügung, so daß ich über das weitere Schicksal des Entodermschlauchs und der Eier und die Öffnung der Gonophoren nichts berichten kann.

Aus der vorstehenden Schilderung geht hervor, daß sich, völlig in Übereinstimmung mit der Schilderung von WEISMANN und GOETTE, von medusoidem Bau an den Gonophoren von *Coryne* keine Spur findet. Das Ectoderm der Knospungsstelle beteiligt sich überhaupt nicht an der Bildung der innern Organe des Gonophors. Ich habe eine Einwanderung von Zellen der Knospenkuppe bei *Coryne fruticosa* nie finden können. Die Gonade und ihre Hüllschicht geht aus dem Entoderm der Knospe hervor. Dieses scheint von Anfang an bei der Knospung allein aktiv zu sein, indem es eine bruchsackförmige Auswucherung gegen das Ectoderm bildet. Durch Differenzierung aus der dichten Zellenmasse seiner Spitze entstehen Gonade und Hüllschicht. Der ganze Entwicklungsprozeß des Gonophors scheint, mit Ausnahme der Mündungsbildung auf einer Entwicklung der die Sexualzellen produzierenden und ernährenden innern Zellschicht der Knospe zu beruhen. Sie selbst ist aus indifferenten Zellen hervorgegangen, die zur Zeit der Knospung im Entoderm des Polypen liegen.

Die Frage nach der phylogenetischen Stellung dieser Gonophorenform stellen wir noch zurück, um im Zusammenhang darauf zurückzukommen.

Cladocoryne floccosa ROTCH.

DU PLESSIS (1881) hat diese von ROTCH bei der Insel Guernesey aufgefundene Form im Mittelmeer erhalten und genauer untersucht und nachgewiesen, daß *Cladocoryne floccosa* nicht Medusen, sondern sessile Gonophoren hervorbringt. WEISMANN studierte die Gonophoren und schrieb ihnen einen medusoiden Bau zu.

Mein Material stammt aus der Bucht von Neapel, wo die Form vereinzelt vorkommt.

Unter allen andern Hydroiden steht die Art durch ihre verzweigten Tentakel vereinzelt da (vgl. DU PLESSIS tab. 9, fig. 8a). Von der soliden Hauptachse des Tentakels gehen in verschiedener Höhe von der Basis bis zur Spitze kleine Äste aus, die mit Nesselköpfen abschließen. Diese kleinen Tentakelchen zeigen völlig den für Coryniden charakteristischen Bau; außerdem ist um den Mund ein oberster Tentakelwirtel einfach und durchaus typisch ausgebildet, so daß sich *Cladocoryne* als eine echte, wenn auch etwas aberrante Corynide erweist.

Die Gonophoren entspringen zwischen den verzweigten Tentakeln. Bei meinen Stöckchen waren die Hydranthen, welche Gonophoren in den verschiedenen Ausbildungsstadien trugen, alle vollentwickelt. WEISMANN fand auch Kolonien mit stark reduzierten Blastostylen. Ihre Tentakel waren bis auf kurze warzenförmige Gebilde rudimentär, auch wenn die Gonophorenknospen noch ganz jung waren.

Das erwachsene weibliche Gonophor (Textfig. Da) ist ein ovaler Sack mit ziemlich langem Stiel. Im Innern birgt es eine geräumige Höhle (*gh*). In diese ragt von der Basis her ein breiter Zapfen herein, auf dem, meist etwas schief, ein Ei liegt, ihm etwas einbuchtend. Die Gonophorenwand ist mehrschichtig: sie besteht, wie man schon am gefärbten Totalpräparat sehen kann, aus einer äußern Schicht von ziemlich hohen Ectodermzellen, die sehr große Nesselkapseln, z. T. in größere Gruppen zusammengelagert, enthält, und zwei weitem Schichten. Innen ist die Gonophorenhöhle von einem niedrigen Epithel ausgekleidet. Zwischen ihm und dem Außenectoderm liegt eine dritte Zellschicht, außen und innen von einer Grenzlamelle eingefast, die sich vom gastraln Entoderm zur Kuppe des Gonophors hinaufzieht. An der Gonophorenspitze ist die Zwischenlamelle unterbrochen. Hier ist die Auskleidung der Gonophorhöhle stark verdickt und gegen das Außenectoderm zylindrisch vorgewölbt.

Seine hier hohen Zellen sind radial angeordnet und bilden später mit dem Außenectoderm der Kuppe zusammen die Gonophoren-mündung, die sich zur Reifezeit des Eies öffnet und Spermien in das Innere eintreten läßt. Nach der Befruchtung des Eies schließt sich die Mündung wieder dicht, und die Embryonalentwicklung vollzieht sich in der Gonophorenhöhle.

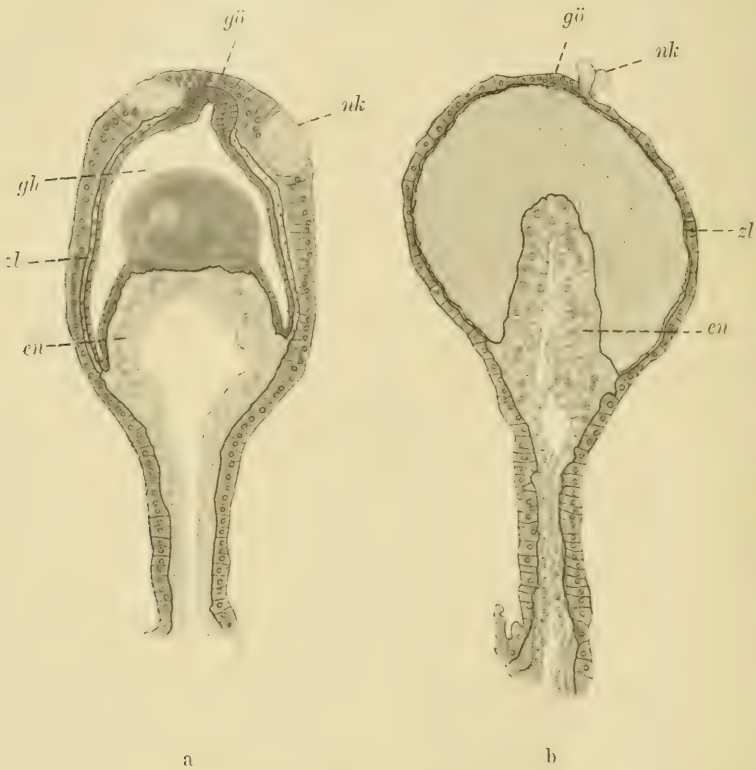


Fig. D.

Cladocoryne floccosa. Mediane Längsschnitte

a durch ein ♀, b durch ein ♂ Gonophor. Vergr. L. 5 I (red. $\frac{1}{5}$).

en gastrales Entoderm. zl Zwischenlamelle. gh Gonophorenhöhle. gö Gonophorenöffnung. nk Nesselkapseln.

Das fertige männliche Gonophor (Textfig. Db) stellt einen dicken, birnförmigen, langgestielten Körper dar. In seinem Innern birgt es ein mächtiges Spermarium, das allseitig der Gonophorenwand dicht anliegt und in das von unten her das gastrale Entoderm (en) zapfenförmig hineinragt. Das Ectodermepithel ist wesentlich

niedriger als bei den weiblichen Gonophoren, wo es offenbar weniger stark gespannt wird. An einigen Stellen, besonders nahe dem distalen Ende liegen auch einige große Nesselkapseln. Unter dem Ectoderm folgt eine doppelte Stützlamelle, die nur an der Kuppe unterbrochen ist, wo sich die Gonophorenmündung zur Entladung der Spermien öffnet. Die Anwesenheit einer doppelten Grenzlamelle, deren beide Lagen im fertigen Gonophor dicht aufeinander gepreßt sind, weist auch für die männlichen Gonophoren auf eine primäre Mehrschichtigkeit der Wand hin.

Die Gonophorenentwicklung sei zunächst für weibliche Knospen geschildert. Sie beginnt mit der Bildung eines Innenectoderms in ganz ähnlicher Weise, wie dies bei *Syncoryne* der Fall ist. Die Ectodermzellen der Knospenkuppe wachsen stärker, vermehren sich und wuchern in die Tiefe, eine etwa halbkuglige Zellmasse mit konzentrischen Kernen bildend (Fig. 28), über der sich das Außenectoderm von den Seiten her wieder zusammenzieht. Eine Basallamelle scheidet nun das Außenectoderm von den in die Tiefe gesunkenen Zellen. Unter starker Zellenvermehrung schließen sich diese zu einem kugligen Zellenkomplex zusammen, der einen Hohlraum einschließt, um den alle Zellen radiär angeordnet sind (Fig. 29). Ein Vergleich von Fig. 28 u. 29 mit Fig. 3, 5, 6, 9 zeigt die größte Ähnlichkeit der Bildungsweise des Innenectoderms hier mit der Entwicklung des Glockenkerns bei *Syncoryne*.

Das Entoderm verhält sich jedoch anders als dort. Radialschläuche werden nicht gebildet. Das Entoderm ist durch die kuglige Innenectodermanlage eingedrückt, und es unterliegt keinem Zweifel, daß es dieselbe von unten her am Rande umgreift. Daß die Zellen, welche zwischen Innenectoderm und Außenectoderm liegen, ectodermalen Ursprungs sein könnten, wie dies Goerre für eine ähnliche Bildung bei *Clara multicornis* angibt, ist hier ausgeschlossen. Der Glockenkern ist im ganzen Umfang scharf begrenzt: die Zellen, die sich von unten her zwischen ihm und die Außenwand einschieben, stehen in deutlicher Kontinuität mit dem gastraln Entoderm, mit dessen Zellen sie auch in ihrer histologischen Struktur durchaus übereinstimmen, während sie sich von den Außen- und Innenectodermzellen deutlich unterscheiden. Fig. 30 zeigt ein etwas fortgeschrittenes Stadium. Die Innenectodermhöhle hat sich erweitert und wird rings von einer einfachen Schicht hoher Zellen begrenzt. Der Boden ist platt, die Decke ist gewölbt und stößt an das Außenectoderm an.

Von unten her liegt das gastrale Entoderm dem Ectodermkern an. Vom Rande des Entoderms zieht sich eine kontinuierliche „Zwischenlamelle“ aufwärts. Es ist dies eine richtige „Entodermmlamelle“. Allerdings unterscheidet sie sich von der Entodermmlamelle, welche nach frühern Autoren den umbrellaren Entodermteilen der Medusen zugrunde liegen sollte, durchaus. Sie ist keine becherförmige Duplikatur, die später zu einer einheitlichen Platte verschmilzt. Sie entsteht dadurch, daß vom Rande des gastralen Entoderms Zellen zwischen das Innenectoderm und das äußere Epithel hineinwuchern, genau so wie von den Kanten der Radialschläuche der Medusenknospen einschichtige Platten (Umbrellarplatten) vorwachsen.

Diese Entodermmlamelle von *Cladocoryne* bildet mit der Größenzunahme des ganzen Gonophors eine einschichtige Lamelle, die rings um das Innenectoderm bis zur Kuppe hinaufzieht. Basal bleibt sie deutlich mit dem gastralen Entoderm in Zusammenhang. An der Spitze des Gonophors schließt sie sich nicht. Hier berührt das Epithel der sehr erweiterten Gonophorhöhle (Fig. 31 *glh*) das Außenectoderm und ist etwas gegen dasselbe hin ausgewölbt. Im Außenectoderm sind die Zellen sehr hoch. An einigen Stellen sieht man unter ihnen Nesselkapseln. An der Spitze, wo die beiden Ectodermblätter zusammenhängen, sind im Außenectoderm die Kerne vermehrt, und es tritt eine leichte Einsenkung auf („Öffnungsplatte“).

Die bisher ebene Basis der Gonophorhöhle wird nun durch einen vorwachsenden Entodermzapfen emporgewölbt (Fig. 31). Unter den Zellen des Ectoderms des so entstehenden „Magenstiels“ zeichnet sich nun eine Anzahl durch stärkeres Wachstum, bedeutendere Größe ihrer Kerne und stärkere Tingierbarkeit ihres Plasmas aus. Sie vermehren sich und bilden bald eine mehrschichtige Zellenmasse, die halbmondförmig um den Gastralzapfen angeordnet ist. Sie umgreift ihn meist bis zu $\frac{2}{3}$ und läßt fast immer die eine Seite ganz frei. Es sind dies die Keimzellen, die also hier aus Ectodermzellen des Glockenkerns und zwar in der Wand des Gastralzapfens entstehen.

Ein späteres Stadium (Fig. 32) zeigt das Gonophor wesentlich herangewachsen. Die Entodermmlamelle setzt sich nun schärfer gegen die gastralen Zellen ab. Das Epithel der Gonophorenhöhle ist niedriger geworden mit Ausnahme der Kuppe. Hier stülpt es sich mit sehr hohen Cylinderzellen trichterförmig gegen das Außenectoderm vor. Beide Epithelien verlöten hier und bilden die Gonophorenmündung.

Die Keimzellen in der Ovarialanlage vermehren sich. Auf ihrer Oberfläche sieht man platte Zellen, mit spindelförmigem Schnitt. Sie überziehen die ganze Keimzellenmasse und bilden ein sehr dünnes Epithel über ihr. Die schon von WEISMANN beschriebene Einseitigkeit des Ovariums (vgl. WEISMANN, 1883, tab. 17, fig. 8) tritt auch auf diesen Stadien in Längs- und Querschnitten deutlich zutage. Sie steht offenbar in Beziehung zu dem weitem Schicksal der Eizellen. Nach allen beobachteten Fällen wird stets von den vielen Keimzellen nur eine einzige zu einem reifen Ei. Das Wachstum der Eier wird allmählich ungleich, und mit einem Male eilt eine Zelle allen andern an Größe voran. Damit hören die andern zu wachsen auf und werden von da ab kleiner und dienen der einen bevorzugten als Nährzellen. Fig. 33 zeigt ein fortgeschrittenes Stadium der Eibildung. Eine große Keimzelle, in welcher der Eikern im Keimbläschenstadium zu erkennen ist, liegt der Kuppe des Magenstiels schief auf. Sie hat ihn zur Seite geschoben, und er fällt daher nicht in seiner ganzen Länge in die Schnittebene. Gegen das Stadium der Fig. 32 ist er etwas geschrumpft (vgl. Textfig. D₁). Das Ei liegt direkt der Stützlamelle auf, die etwas aufgequollen erscheint. Im Eiplasma ist Dotter in ziemlich großen stark färbbaren Schollen angesammelt. Da und dort sieht man noch andere Keimzellen (*nc*) dem großen Ei anliegen. Sie zerfallen, wie dies mit vielen ihrer Schwesterzellen schon geschehen ist. Jedenfalls erhält das Ei außer von diesen zugrunde gehenden Schwesterzellen auch noch von dem Entoderm des Magenstiels Nahrungsstoffe geliefert, welche durch die Stützlamelle diffundieren. Auch kann man mit WEISMANN (1883, p. 62) vermuten, daß die in der Gonophorenhöhle enthaltene Flüssigkeit — ähnlich wie die Brutraumflüssigkeit der Cladoceren — Nährstoffe gelöst enthält, die dem Ei auch zugute kommen.

Die Öffnung der Gonophoren habe ich nicht beobachten können. Die Befruchtung und Embryonalentwicklung erfolgt jedenfalls in der Gonophorenhöhle.

Die ersten Entwicklungsstadien der männlichen Gonophoren sehen ganz gleich aus wie die entsprechenden Stadien der Weibchen. Auch die Herkunft der Keimzellen ist dieselbe. Sie differenzieren sich aus dem basalen Blatt der Innenectodermhöhle, welches den Magenstiel überzieht. Nur entsteht die Anlage des Spermariums viel früher. Der gastrale Entodermschlauch wölbt sich durch die Masse der Samenbildungszellen gegen das distale Gonophorende vor. So liegt die Hodenanlage rings um den Magenstiel

in einem dicken Ring. Eine Gonophorenhöhle (*gth*) ist stets in den jüngern Stadien gut zu sehen, ebenso das die Außenwand der Höhle bekleidende Epithel (*ie*). Die Kuppe des Magenstiels und die Keimzellenmasse ist anfangs von einer platten Zellschicht überzogen. An der distalen Kuppe des Gonophors liegt das Innenectoderm dem äußern Epithel dicht an und wölbt sich gegen dasselbe vor, um die Glockenmündung zu bilden. Zwischen Außen- und Innenectoderm liegt, bis zur Glockenmündung hinaufziehend, die Zwischenlamelle, die auch hier eine einschichtige Entodermschicht darstellt. Ihr Zusammenhang mit dem gastraln Entoderm ist deutlich und wird auch in den spätern Stadien immer noch durch eine Einziehung des Entoderms in einer Ringfalte (*f*) gekennzeichnet. Das Stadium des männlichen Gonophors in Fig. 34 entspricht vollständig dem weiblichen Gonophor in Fig. 32, abgesehen von der ausgebreiteteren Lage der Keimzellen und dem geringern Umfang der Glockenhöhle bei dem Männchen.

Die weitere Entwicklung beim männlichen Gonophor weicht nun dadurch von den Weibchen ab, daß durch eine mächtige Entwicklung des Spermariums die ganze Gonophorenhöhle ausgefüllt wird. Am längsten bleibt von ihr ein schmaler Spalt-raum übrig unmittelbar unter der Gonophorenmündung (Fig. 36). Über dem Magenstielentoderm wächst das Spermarium empor und schließt sich von den Seiten her über ihm zusammen, so daß der Entodermschlauch im erwachsenen Gonophor lange nicht mehr bis zur Oberfläche, zur Glockenmündung, hinaufreicht. Die Glockenwand wird dünner und offenbar stark gespannt. Noch lange sieht man die platte Zellschicht der Glockenhöhlenauskleidung (Fig. 34 *ec'*). Zwischen den beiden Stützlammellen, welche die Entoderm-lamelle beiderseits begrenzen, sind deren Kerne noch einige Zeit wahrzunehmen. Mit dem weitem Wachstum schwinden sie, und nur noch die doppelte Grenzlammelle zwischen dem ebenfalls recht abgeplatteten Außenectoderm und dem das Innere des Gonophors einnehmenden Spermarium weist auf den ursprünglichen Bau der Knospe zurück.

Wenn wir die beschriebenen Gonophorenformen von Coryniden vergleichend betrachten, ist zunächst hervorzuheben, daß sich zwischen denen von *Coryne fruticosa* und den beiden andern Vergleichspunkte entwicklungsgeschichtlicher Art kaum bieten. Der einfachen Diffe-

renzierung von Sexualzellen und einer Hüllschicht aus dem innern Blatt der Knospe von *Coryne* stehen komplizierte Bildungsprozesse hier gegenüber.

Die Entwicklung der Gonophoren (Sporophoren) von *Cladocoryne* und die Medusenentstehung von *Syncoryne* zeigen jedoch verschiedenes Gemeinsame. Wir dürfen wohl sicher erwarten, daß sich hier Merkmale auffinden lassen, die darum beiden Formen gemeinsam sind, weil sie schon Formen eigen waren, von denen sich beide Corynidenzweige herleiten, die auf gemeinsamer Abstammung beruhen, also echte „Homologien“ sind.

Zunächst sind die Vorgänge, welche zur Bildung eines Innenectoderms führen, bei beiden fast genau übereinstimmend. Die Art, wie an der Knospenkuppe ectodermale Zellen eingesenkt werden, ist dieselbe. Glockenkern und Glockenhöhle (Subumbrellarhöhle) dort und Ectodermkern und Gonophorhöhle hier sind durchaus ähnliche Gebilde. Ferner entwickelt sich das ganze Gonophor hier wie dort zu einer zunächst geschlossenen Glocke, in die sich von der Stielseite her ein von Innenectoderm überzogener Entodermzapfen (Spadix) zu einem Magenstiel vorwölbt. Während sich in der Folge bei *Syncoryne sarsii* an dessen Spitze eine Mundöffnung und im obern Umfang der Glocke die spezifischen Medusenrandorgane, Velum, Tentakel, Randkörper bilden, wird bei *Cladocoryne* nur eine einfache Mündung hergestellt, die beim weiblichen Gonophor verschließbar ist, also eine Ringmuskulatur besitzt. Ein wesentlicher Unterschied zwischen den Sexualknospen von *Syncoryne* und *Cladocoryne* liegt in den zwischen Innenectoderm und Außenectoderm gelegenen Gewebsteilen. Bei der erstern liegen hier die Radialschläuche der Medusenknospe, die sich von dem gastraln Entoderm als selbständige Gebilde vorgewölbt haben: bei der letztern finden wir nur eine einfache Lamelle, die von dem Rande der etwas eingewölbten Entodermkuppe einheitlich vorgewachsen ist. Eine mit den Radialschläuchen unmittelbar vergleichbare Bildung fehlt hier. Es genügt zunächst, die Ähnlichkeiten und Verschiedenheiten der beiden Gonophorenformen hervorzuheben.

Gemeinsam ist also den frei werdenden und sessilen Medusen der Syncorynen und den Sporophoren von *Cladocoryne* die Bildung eines Innenectoderms (Glockenkerns), in dem eine Gonophorenhöhle eingeschlossen ist. In diese wölbt sich ein Magenstiel (Manubrium) vor, in dessen ectodermaler Wand die Geschlechtsorgane zur Reifung kommen. Zwischen Innenectoderm und Außenectoderm liegt ento-

dermales Gewebe, dessen Ausbildung jedoch bei *Syncoryne* einerseits und *Cladocoryne* andererseits verschieden ist.

2. *Cladonemidae*.

Unter die Cladonemiden (GEGENBAUR, 1856) werden eine Anzahl von Quallen eingeordnet, die sich durch einige Merkmale von den andern Anthomedusen unterscheiden. Gemeinsam ist ihnen die Verästelung der Tentakel, welche dichotom oder semipennat sind. Im übrigen weichen sie in ihrem Bau mannigfach voneinander ab, so daß man über die Zugehörigkeit der einen oder andern Form zu der Gruppe im Zweifel sein kann.

Eine Anzahl von Formen, die sich sicher nahe stehen, zeigen eine Vermehrung der Radiärkanäle zunächst durch Gabelung der 4 ursprünglichen, dann auch eine Erhöhung der Vierzahl auf 5 oder 6 und, indem die Gabelung der 4 resp. 5 Kanäle bis zur Ursprungsstelle durchgreift, auf 8 resp. 10. Die Zahl der Radiärkanäle und der Grad der Gabelung schwankt häufig stark innerhalb der einzelnen Art. So kommen bei der merkwürdigen *Eleutheria* (= *Clavatella prolifera*) 4–8, meistens 6 einfache Radiärkanäle vor, bei *Cladonema* 4 (als Ausnahme 5) gabelspaltige oder 8 (resp. 10) einfache. Die Zahl der Tentakel schwankt wie die der Radiärkanäle erheblich, doch steht meist je ein Tentakel am Ende jedes Radiärkanals. Bei *Cladonema* und *Clavatella* (vgl. ALLMAN, 1871–72, tab. 17 u. 18) ist ein Zweig jedes Tentakels zu einem Wandelapparat verwendet. Während jedoch die *Cladonema*-Meduse noch sehr wohl frei zu schwimmen vermag, bewegt sich *Clavatella* lediglich kriechend fort. Sie entbehrt völlig des Velums und wurde zuerst als Polyp beschrieben.

Die Polypenstöcke, welche diese aberranten Quallen hervorbringen, tragen auch einige gemeinsame Züge. Die geknöpften Tentakel, welche bei allen noch vorkommen, stellen sie in die Nähe der Coryniden. Doch sind die Tentakel fast stets in regelmäßigen Kreisen angeordnet, die bei einer Anzahl von Arten in der Zahl stark reduziert sind.

Bei *Stauridium* und *Cladonema* ist ein basaler Wirtel von 4 ungeknöpften, fadenförmigen Tentakeln neben geknöpften vorhanden. *Clavatella* trägt nur noch einen einzigen distalen Kreis geknöpfter Tentakel um den Mundkegel. So trägt also das Trophosom den abgeleiteten Charakter nicht minder deutlich zur Schau als die freischwimmenden Gonosome.

Cladonema radiatum DUJARDIN.

Die Stöckchen von *Cladonema* sind unverzweigt oder wenig verzweigt. An den leicht keulenförmigen Hydranthen (Textfig. E) steht ein distaler Kranz von 4 geknöpften und ein proximaler Kranz von 4 fadenförmigen Tentakeln.

Die Gonophorenknospen entstehen an einer bestimmten Knospungsregion des Polypenkörpers, die wenig über dem proximalen Tentakelwirtel gelegen ist. Und zwar wird zunächst nur eine einzige Medusenknospe angelegt (Textfig. E m_1). Ist diese dann schon ziemlich weit herangewachsen, so kann auch auf der gegenüberliegenden Seite eine Knospenanlage vorwuchern (m_2). Mehr als zwei verschieden alte, auf entgegengesetzter

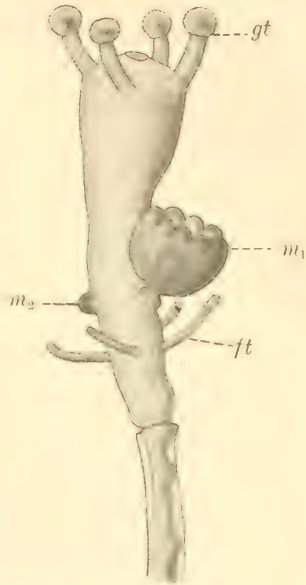


Fig. E.

Cladonema radiatum. Polyp mit 2 Medusenknospen m_1 u. m_2 . *ft* fadenförmige, proximale Tentakel. *gt* geknöpft distale Tentakel.

Seite der Polypen stehende Knospen sind jedoch nie an einem Exemplar zu finden. Das Ectoderm der Polypenwand ist in der Region, wo die Knospen vorwachsen, einfach und ziemlich niedrig. Es wird dann durch rasch aufeinanderfolgende Teilungen eine Gruppe hoher, gedrängt gelagerter Zellen gebildet, deren Plasma viel dichter ist als das der andern Ectodermzellen. Ebenso tritt im Entoderm, dessen Zellen sonst plasmaarm und vacuolär sind, ein Haufen fein granulierter, plasmareicher Zellen auf. Diese eng umschriebene Wucherungszone in Ectoderm und Entoderm stülpt sich bruchsackförmig nach außen (Textfig. E m_2 und Fig. 37). An der Grenze dieser kleinen Knospenanlage stoßen die typischen Entodermzellen und die niedrigen Deckzellen des Außenblattes unvermittelt mit den undifferenzierten plasmareichen Knospenzellen zusammen.

Nach der alten Agassiz'schen Anschauung glaubte man, nun folge dieselbe Entwicklung, wie man sie für *Syncoryne* für richtig hielt: „Es bildet sich zuerst ein Glockenkern, der zur Entstehung

der Entoderm-lamelle und der acht bis zehn Radiärkanäle Veranlassung giebt“ (WEISMANN, 1883, p. 119). Man glaubte bei der Entstehung der 8 (bis 10) Radiärkanäle der *Cladonema*-Meduse nur eine Vermehrung der interradialen Verklebungstreifen der beiden Lagen des doppelwandigen Entodermbechers vor sich zu haben.

Längs- und Querschnitte durch sehr junge Knospen zeigen aber, daß auch hier die ersten Bildungsprozesse anders verlaufen und zwar im Prinzip in derselben Weise, wie sie bei *Syncoryne* beschrieben wurden. Wenn man in einer Querschnittserie aufwärts gegen das distale Ende zu steigt — die Figg. 38a—d stellen 4 aufeinanderfolgende Schnitte einer solchen Schnittserie dar — so findet man den Querschnitt zuerst völlig rund; dann folgen 4 seichte Furchen im Entoderm, die nach oben zu in 4 Vorwölbungen des Entoderms (Radialschläuche $r_1 - r_4$) übergehen. Diese erheben sich rings im Umkreis der Entodermkuppe der Knospe, zwischen sich in der Mitte die Spadixplatte in der Tiefe lassend. In Fig. 38b ist gerade die Region der Knospe im Querschnitt getroffen, in der sich die Radialschläuche vorwölben. Zwischen ihnen ist die Spadixplatte (*sp*) noch eben angeschnitten. Da die Schnittrichtung etwas schief ausgefallen ist, sehen wir auf der einen Seite schon einen getrennt aufsteigenden Radialschlauch (r_1) getroffen, während im übrigen Umfang erst leichte Falten im Entoderm die Stellen markieren, über denen sich die drei andern Radialschläuche erheben. Solche Schnitte zeigen mit absoluter Deutlichkeit, daß hier von einem doppelwandigen Entodermbecher nicht die Rede sein kann. Im Hinblick auf das Vorhandensein der 8 (selten 9) Radiärkanäle der ausgewachsenen Cladonemen meines Materials ist es bemerkenswert, daß von Anfang an nur 4 Radialschläuche, ganz gleich wie bei *Syncoryne*, gebildet werden. Der folgende Schnitt (Fig. 38c) zeigt nun die Radialschläuche schon völlig getrennt. Sie sind hier recht breit und weitlumig und berühren sich in größern Flächen als bei *Syncoryne*, ohne daß jedoch ihr getrennter Verlauf im mindesten zweifelhaft sein könnte. Zwischen ihnen liegt der vierkantige Glockenkern. Das Außenectoderm greift an den Stellen, wo zwei Radialschläuche zusammenstoßen, etwas nach innen. Es ist ein wenig verdickt und meistens auch zu einer schwachen Falte eingezogen.

In jüngern Knospen enden die 4 Radialschläuche mit einer einfachen stumpfen Kuppe, und die Knospe zeigt so den allgemeinen Typus der Coryniden-Medusenknospe. In dem Exemplar der Serie der Fig. 38 ist schon ein weiterer Schritt in der spezifischen *Cladonema*-Entwicklung

getan. Der auf Fig. 38c folgende Schnitt d zeigt die Radialschläuche in ihren obersten Partien durchschnitten. Der etwas schiefe Schnitt trifft, entsprechend den tiefern Schnitten a—c, etwas verschiedene Höhen der einzelnen Schläuche. Gegen die Spitze jedes Radialschlauchs zu tritt in der medianen an der Innen- und Außenwand eine kleine kammförmige Leiste gegen das Lumen zu und weiterhin eine leichte Falte auf. Sie läuft über die Kuppe hinüber und teilt das Ende jedes Radialschlauchs in 2 Vorwölbungen. In Fig. 38d sind die beiden getrennten Vorwölbungen auf der linken Seite schon zu sehen (r_1' und r_1'' ; r_2' und r_2''). Dadurch sind auf einer Basis von 4 Radialschläuchen 8 Äste hergestellt, die nun getrennt vorwachsen.¹⁾ Die Einfaltung, welche das Entoderm zwischen den beiden Kuppen zeigt, kann sich nachträglich vertiefen; denn die 8 Radialschläuche der *Cladonema*-Knospe sind auf Querschnitten durch spätere Stadien meist bis ganz nahe zur Basis, bis zur Gastralhöhle, getrennt.

Der Glockenkern, in dem sich die Subumbrellarhöhle allmählich erweitert, ist anfänglich wie bei *Syncoryne* vierkantig. Seine Kanten reichen etwas zwischen die Radialschläuche hinein, ohne aber irgendwo das Außenectoderm zu berühren. Sobald die Teilung der 4 Radialschläuche in 8 eingetreten ist, kommen auch an den Seitenwänden des Glockenkerns 4 weitere Kanten zur Ausbildung, so daß er dann auf dem Querschnitt achteckig erscheint. Den Beginn dieser Veränderung zeigt Fig. 38d links (zwischen r_1' und r_1'').

Fig. 39 stellt einen Längsschnitt durch ein vorgerückteres Stadium dar. Die Glockenhöhle ist weit und ihre Wand hat die Form einer abgestumpften achtseitigen Pyramide angenommen. Distal bilden das Außenectoderm und die obere Epithelfläche des Glockenkerns die Velarplatte (*vp*). An der Basis beginnt schon im Entoderm die Zellenwucherung, welche zur Vorstülpung der Spadixplatte in die Glockenhöhle, zur Bildung des Manubriums, führt. Die Gastralhöhle (*gh*) der Knospe ist noch recht geräumig. Sie verengert sich in den folgenden Stadien durch denselben Durchfaltungsprozeß, der schon für *Syncoryne* (vgl. S. 59) ausführlich besprochen wurde. Dadurch, daß die interradiären Falten zwischen den Radialschläuchen und der

1) Ein Exemplar mit 9 Radialschläuchen habe ich nur einmal und zwar in weit herangewachsenem Zustand schneiden können. Wie die Vermehrung der Radialschläuche auf 9 und 10 zustande kommt, kann ich daher nicht angeben. Es kann eine Vermehrung der ersten Vorwölbungen auf 5 oder eine weitere spätere Spaltung vorliegen.

entodermale Umschlagsrand (Fig. 40 *rf*) vom Spadix in die Innenwand der Radialschläuche sich abwärts vertiefen, verlängern sich diese distalen Teile nach der Stielseite zu, und der Gastralraum wird zu einem engen achtzipfligen Spalt verengert (Fig. 40 *gh*).

Während sich das Manubrium vorwölbt (Fig. 40), bilden die distalen Enden der 8 Entodermschläuche Vorwölbungen, die zur Entstehung der 8 Randwülste (Tentakelbasen) der *Cladonema*-Meduse führen (*rv*). Die Knospen nehmen nun eine distal verbreiterte, glockenförmige Gestalt an (Textfig. E *m*₁). Bei den Medusenknospen der Coryniden verhindert die Peridermhülle, welche die Knospen sehr lange überzieht, die freie Entfaltung der am Glockenrande vorwachsenden Organe, der Randwülste und Tentakel. Diese müssen sich daher nach innen wenden und im prävelaren Raum und dann eindringend durch den Glockenmund in der Mitte des Velums in der Subumbrellarhöhle Platz finden. So behält die ganze Bildung bis zum Platzen der Hülle die birnförmige Gestalt bei. Hier bei *Cladonema* wird eine starke Cuticula an der Knospenoberfläche nicht abgeschieden. Das distale Knospenende wird daher nicht in seiner Entwicklung eingeeengt, und die Randorgane wuchern frei vor.

Mit der zunehmenden Vergrößerung der Glocke werden die Radialschläuche voneinander entfernt. Der Raum zwischen ihnen wird ausgefüllt von der einschichtigen Entoderm lamelle. Ihre Bildung ist ganz dieselbe wie bei *Syncoryne*: Sie entsteht aus flachen Zellwucherungen (Subumbrellarplatten) vom Rande der Radialschläuche aus (Fig. 41 *entl*). Zwischen den distalen Enden der Radialschläuche entsteht die Anlage des Ringkanals in gleicher Weise wie bei *Syncoryne*. Das Lumen der Radialschläuche erweitert sich unter den 8 Randwülsten zu Höhlen, während der Ringkanal zu einem engen Verbindungsgang wird. Das Manubrium wächst sehr stark und füllt den größten Teil der Glockenhöhle aus. In seinem Innern differenziert sich das Entoderm histologisch. Es kommen Längswülste (Gastralfalten) aus besonders hohen Epithelzellen, meist 5 an Zahl, zur Ausbildung (Fig. 41 *gf*). Kurz vor der Loslösung der jungen Meduse öffnet sich der Mund, der fast genau hinter der Öffnung des etwas vorgewölbten Velums gelegen ist (Textfig. F). Um die Mundöffnung entstehen die 4 (selten 5) Mundgriffel.

Textfig. F stellt eine Medusenknospe kurz vor der Loslösung dar. Von den Randwülsten sind die Knospen der Tentakel vorgewachsen und haben sich bereits geteilt. Medial ist eine kurze hohle Knospe entstanden (*t*₁), der erste basale Ast des später ver-

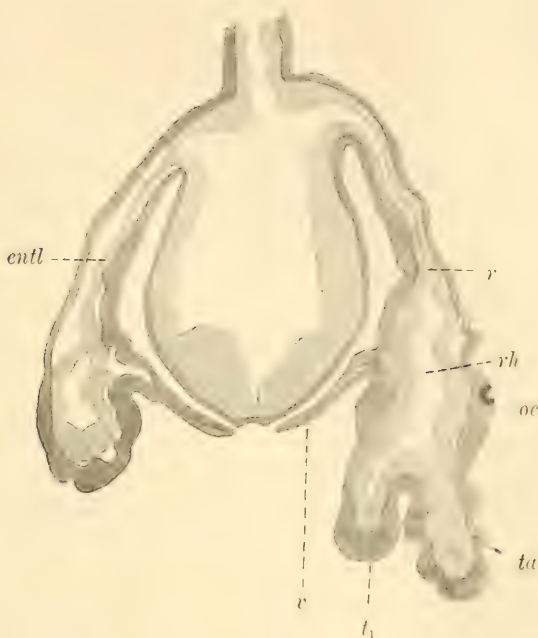


Fig. F.

Cladonema radiatum. Längsschnitt durch eine Medusenanlage kurz vor der Loslösung.

v Velum. r Radiärkanal. rh Randhöhle. t_1 1. Tentakelast. ta Tentakelachse. oc Ocellus. entl einschichtige Entoderm lamelle.

zweigigen Tentakels. Nach außen zu setzt sich der Randwulst in die ebenfalls hohle Tentakelachse fort. An ihr werden nach der Loslösung die folgenden Äste vorsprossen. Basal unter dem 1. Tentakelast hat sich das Ectoderm stark verdickt. Auf der Außenseite dieses Polsters bildet sich der Ocellus (oc), welcher eine Art Linse enthält.

Um die weitere Entwicklung der freien Quallensproßlinge zu beschreiben, fehlen mir die nötigen Beobachtungen. So kam ich über die Ausbildung der Gonaden, der Mundgriffel und das weitere Wachstum der Tentakel nichts berichten.

Die vorstehende Darstellung der Medusenknospung zeigt, daß die wesentlichen Momente mit der Medusenentwicklung von *Syncoryne* übereinstimmen. Eine Abänderung ihr gegenüber stellt die früh eintretende Gabelung der 4 ursprünglichen Radialschläuche dar, wodurch die achtstrahlige Symmetrie der *Cladonema*-Medusen zustande

kommt. So spricht also auch die Medusenentwicklung für eine Ableitung der Cladonemiden von medusentragenden Coryniden.

3. *Pennaridae, Tubularidae.*

Die Pennariden und Tubulariden sind unter sich nahe verwandt. Die erstern zeigen auch Beziehungen zu den Coryniden, die so innig sind, daß man über einige Gattungen im Zweifel sein kann, welcher Gruppe sie zuzuzählen sind. Am Hydranthen ist eine Gruppierung der Tentakel in einem basalen (aboralen) Wirtel und in der Umgebung des Mundes eingetreten. Während bei den Pennariden der proximale Tentakelkreis fadenförmig ist und die distalen Tentakel geknöpft und über den ganzen distalen Teil des Polypenkörpers zerstreut sind, besitzen die Tubulariden lauter fadenförmige Tentakel, die in 2 getrennten Wirteln, einem oralen und einem aboralen, angeordnet sind. Nach dem ganzen Bau der Mitglieder dieser beiden Familien ist es durchaus wahrscheinlich, daß die Pennariden sich von Formen abgezweigt haben, die auch den Übergang von echten Coryniden zu Tubulariden vermittelten.

Die Gonophoren stehen meist etwas oberhalb des proximalen Kranzes langer fadenförmiger Tentakel. Z. T. entspringen die Gonophorenknospen unmittelbar vom Polypen. Bei den Pennariden ist dies wohl immer, bei den Tubulariden manchmal der Fall. Bei letztern sitzen die Sexualknospen meist auf schlauchförmigen, verzweigten Ausstülpungen der Polypenwand. Diese haben bei den verschiedenen Arten eine bestimmte Wuchsart, sie verästeln sich und bringen häufig in ganz bestimmter Folge Gonophorenknospen hervor. Meist werden diese Gonophorenträger als „Blastostyle“ bezeichnet. Diese Bezeichnung setzt nach der allgemein üblichen Terminologie voraus, daß wir es mit reduzierten Individuen zu tun haben. K. BONNEVIE hat nun auch tatsächlich durch den Vergleich der Form einzelner Gonophorenträger von *Tubularia* mit Blastostylen z. B. von *Hydractinia* nachzuweisen gesucht, daß wir es in diesen schlauchförmigen Ausstülpungen der Polypenwand, auf denen die Gonophoren stehen, mit extrem reduzierten Polypen zu tun haben, mit Polypen, welche ursprünglich dem Polypen der *Tubularia*, der sie hervorbringt, homolog sind, jedoch in Anpassung an die Produktion von Sexualknospen fast alle Polypenorgane verloren haben. Mir scheint der Vergleich mit den Blastostylen der erwähnten Art nicht ganz berechtigt. Jene polypoiden Gebilde stehen am ganzen Stock an einer Stelle, wo auch eine Polypenknospe entstehen könnte, und geben in

ihrem Aufbau noch Anhaltspunkte für einen solchen Vergleich. Hier ist beides nicht der Fall. Bei keiner Tubularide und auch bei keiner verwandten Form steht meines Wissens an dieser Stelle, oberhalb des basalen Tentakelkranzes, ein normaler Polyp oder ein polypoides gonophorentragendes Gebilde, das einen Anhaltspunkt dafür bieten könnte, daß es sich tatsächlich bei diesen an so eigentümlicher Stelle des Polypenkörpers vorwachsenden Organen um Abkömmlinge von echten Individuen handelt. Es bietet sich von vorn herein noch eine Möglichkeit für das Verständnis der Gonophorenträger der Tubulariden. Sie können „Organ“ des Polypen, der sie trägt, sein. Differenzierungen der Wand in Anpassung an die Produktion von Gonophoren. Dafür scheinen zwei Momente zu sprechen. Einmal kommen bei einigen Tubulariden (z. B. *Gymnogonos*) und den Pennarien an derselben Stelle des Polypen direkt Medusenknospen aus der Wand des Polypen hervor. Dieser ist also hier selbst „Blastostyl“. Für die Pennarien wird man dieses Verhalten, besonders beim Vergleich mit gewissen Coryniden und Cladonemiden-Formen (z. B. *Cladonema*), sicher für primitiv halten. Ferner kommt es auch in andern Familien vor, daß bei einer Häufung von Gonophorenknospen auf engem Raum die Polypenwand sich etwas vorwölbt und so die Knospen auf einer gemeinsamen Basis emporgehoben werden. Ja, bei *Clara* z. B. wird für die Bildung der Gonophorentrauben von vornherein die Knospungsregion zu einer bruchsackartigen Stielbildung ausgewölbt, die dann den Knospen als Träger dient. Allerdings finden wir die Verhältnisse nirgends so ausgeprägt wie bei den Tubulariden. Doch scheint mir der Vergleich mit den andern Hydroiden mehr dafür zu sprechen, daß die Gonophorenträger der Tubulariden Ausstülpungen der Polypenwand von Organwert sind, auf welche die Knospung der Gonophoren hinausgeschoben wurde. Es ließ sich dadurch außerordentlich viel Raum gewinnen und eine ungleich zahlreichere Nachkommenschaft erzielen als direkt vom Polypenkörper aus. Falls dies richtig ist, wie mir sehr wahrscheinlich scheint, muß für die verzweigten Stiele der Tubulariden-Gonophoren — „Gonophorenträger“ — die Bezeichnung „Blastostyl“ fallen, da sie eine falsche Homologie voraussetzt. Die außerordentlich große Zahl von Gonophoren, welche viele Tubulariden-Polypen hervorbringen und welche kaum von einem andern Polypen (Blastostyl) erreicht wird, mag damit in Zusammenhang stehen, daß infolge der gering oder gar nicht entwickelten vegetativen Vermehrung der Polypenzahl nicht

viele Blastostyle innerhalb einer aus einem Ei hervorgehenden Generationsfolge gebildet werden.

Über den morphologischen Wert der Gonophoren der Pennariden kann kein Zweifel herrschen. Einige bringen Medusen (Codoniden) hervor, andere sessile Gonophoren, die sicher reduzierte Medusen sind; so die bekannte *Pennaria carolinii*. Ihre Gonophorenentwicklung wurde von WEISMANN (1883), THALLWITZ (1885) und GOETTE (1907) untersucht, und auch der letztere kam zu dem Resultat: Die Gonophoren „sind Abkömmlinge von Medusen, die, indem sie dauernd sessil wurden, zugleich eine Rückbildung erfuhren. Diese zeigt sich unverkennbar im ganzen Entwicklungsverlauf. Die Grundlagen einer echten Meduse, Radialschläuche und Glockenkern. Umbrella und Manubrium werden ganz vollkommen angelegt und erst sekundär bleiben sie in der weiteren Entwicklung stehen und bilden sich zurück; die normale Entstehung der Umbrellarplatten und der Radialkanäle wird durch Rückbildung abgeändert. Ringkanal, Tentakel fehlen ganz, die spaltförmige Glockenhöhle bleibt bis zuletzt geschlossen, wobei auch das Velum entfällt“ (p. 50—51).

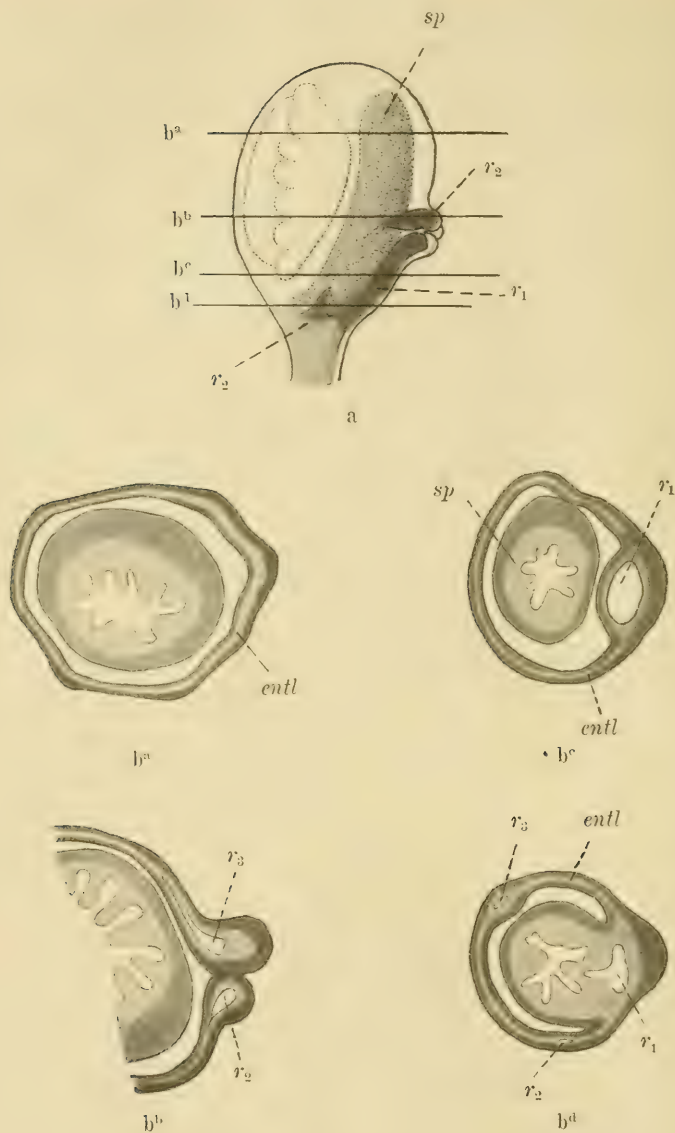
Unter den Tubulariden ist die Mannigfaltigkeit der Gonosome sehr groß, wie besonders die Arbeiten der letzten Jahre gezeigt haben. Außer einigen etwas abseits stehenden Genera lassen sich die Tubulariden in 2 Hauptgruppen um *Tubularia* (Tubularinae) und *Corymorpha* (Corymorphinae) anordnen. In beiden Gruppen kommen Medusen (Codoniden) vor.

Unter den Tubularinen finden sich Medusen mit 4 Tentakeln (*Ectopleura*) und mit einem Tentakel (*Hybocodon*), ferner Medusoide verschiedener Ausbildung.

Die Entwicklungsgeschichte von *Tubularia mesembryanthemum* hat GOETTE eingehend untersucht. Auch früher haben sich schon verschiedene Autoren mit dieser Form oder nahe verwandten beschäftigt; doch, abgesehen von der gemeinsamen Annahme eines medusoiden Charakters der Sexualindividuen, stimmten die Angaben nicht völlig überein. Auch GOETTE (1907, p. 51—58) ist der Ansicht, daß es sich um rückgebildete Medusen handelt. Und zwar werden ihre normalen Anlagen noch weiter reduziert als bei *Pennaria*. Schon die Anlage des Glockenkerns verläuft etwas zusammengedrängt mit der Entstehung der Gonade, führt jedoch zur Bildung einer richtigen Glockenhöhle, in die ein Manubrium vorwächst. Die Radialschläuche des Entoderms sind zuerst nur an der Basis hohl,

höhlen sich dann aus, wachsen zunächst getrennt vor, um dann seitlich zu verschmelzen, häufig sogar in offene Verbindung zu treten. Distal werden 4 Randwülste ausgebildet, eigentliche Tentakelrudimente fehlen. Schließlich fällt das ganze umbrellare Entoderm zusammen.

Über verschiedene neue Formen hat in neuerer Zeit K. BONNEVIE Mitteilungen gemacht. Ich erwähne nur die eigentümliche, große *Tubularia asymmetrica* BONN. (1898, p. 472 ff.). Ihre Gonophoren, die als weibliche und als männliche Keimträger differenziert auf einem Polypen, sogar in derselben Gonophorentraube vorkommen, sind ohne Zweifel medusoid. Doch sind sie sehr stark abgeändert. Sie sind völlig schief geworden Textfig. Ga. Die Gonophoren-mündung ist seitlich hinabgerückt, so daß sie nahe dem proximalen Ende zu liegen kommt. Um sie stehen 3 Tuberkel, deren einer in der Regel die übrigen an Größe übertrifft. Ein ziemlich breiter Kanal zieht von dem untersten dieser Tuberkel gegen die Basis des Gonophors. Die ersten Stadien der Gonophorenentwicklung sind nach BONNEVIE wie bei normalen Medusenknospen. Es wird ein Glockenkern am distalen Ende gebildet, und 3 Radialkanäle legen sich an. Während der spätern Entwicklung aber geht das Wachstum schief vor sich, so daß die 3 Vorwölbungen der Randwülste, die am Ende der Radialschläuche entstehen, etwas auf die Seite zu liegen kommen. Die männlichen Gonangien, welche bedeutend kleiner sind als die weiblichen, halten sich auf diesem Stadium, während bei den letztern die Schiefheit weit ausgeprägter wird, indem die Region der Randwülste bis in die proximale Hälfte des Gonophors hinabrückt. Der eine Radialschlauch (Textabb. Ga u. b^c; r_1), der auf dem kürzesten Wege vom gastraln Entoderm zu der Gonophoren-mündung zieht, ist sehr gut entwickelt und weit, während die beiden andern mit dem zunehmenden Wachstum des Gonophors in ihrem Hauptteil fast völlig schwinden. Nur als blasige Erweiterungen unter den Randwülsten (Textfig. Ga u. b^b; r_2, r_3) und an der Basis, wo sie mit der Gastralhöhle zusammenhängen (Textfig. Ga u. b^a), bleibt ihr Lumen offen. Im ganzen Umfang, offenbar auch in der distal von den Radialschläuchen gelegenen Partie des Sackes, liegt zwischen dem Innenectoderm, das die geräumige Glockenhöhle auskleidet, und dem Außenectoderm eine einfache Entoderm-lamelle (Gb^a; *entl.*), die in der Basalregion die Radialschläuche verbindet. Bau und Entwicklung dieses Gonophors weist eine über *Tubularia mesembryanthemon* weit hinausgehende Ab-

Fig. G. *Tubularia asymmetrica*.

a weibliches Gonophor mit einer Planula, Totalansicht. b^a—b^c Schnitte durch ein Gonophor, entsprechend den in a eingetragenen Schnittlinien.
 sp Spadix. r₁—r₃ Radiärkanäle. entl Entoderm lamelle.

Nach BONNEVIE (1898).

änderung und Rückbildung des Baues der freien Meduse auf, die sich schon in der Reduktion der Zahl der Radialschläuche zu erkennen gibt.

Eine ebenfalls von BONNEVIE beschriebene *Tub. obliqua* (1898, p. 474) besitzt Gonophoren mit einem Radialkanal, der in einem Tentakelrudiment endet. Die Gonophoren von *Tub. sagaminata* STECHOW besitzen nach STECHOW (1909, p. 43) „am distalen Ende 8 kammförmige, seitlich zusammengedrückte Tuberkeln, aber keine Radiärkanäle“. Ob solche in der Ontogenese schwinden oder gar nicht angelegt werden, ist nicht bekannt.

Noch weit mannigfaltiger ist die Ausgestaltung der Gonophoren unter den Corymorphinen. K. BONNEVIE führt die verschiedenen Gonophorenformen auf (1898, p. 466): „Unter den Corymorphiden giebt es Arten, deren Gonosome sind: 1. eine einfache Ausstülpung des Ectoderms und Entoderms [Genus: *Gymnogonos* BONN., 1898, p. 471, 481 f.], 2. eine neue Form von Gonophoren, wo die Generationselemente von einer ectodermalen und entodermalen Zellschicht bedeckt sind [Genus: *Lampra* BONN., l. c. p. 470, 477 ff.], 3. gewöhnliche Gonophoren mit vier rudimentären Radialkanälen [*Corymorpha glacialis* SARS; BONNEVIE, 1898, p. 476,], 4. eine vollentwickelte Meduse, die sich nicht losreißt [*Corymorpha sarsii* STEENSTR.; BONN., 1898, p. 477], 5. eine freie Meduse mit 4 Radialkanälen und einem Tentakel [*Corymorpha* var. sp.] und 6. eine freie Meduse mit vier Radialkanälen und vier Tentakeln“ [*Amalthaea*].¹⁾

Von besonderm Interesse ist für uns das gleichzeitige Vorkommen von voll entwickelten Medusen, sicher reduzierten Medusoiden und Gonophoren von sehr einfachem Bau, in dieser Gruppe, die eine Parallelgruppe zu den Tubularinen darstellt. Die Vollmedusen sind bekannt. Sie gehören zu den Codoniden, und es ist kein Zweifel, daß sie sich wie die übrigen Anthomedusen entwickeln. Ihr sessil werden und die damit verbundene Reduktion ist in zwei Etappen erhalten (3. u. 4.). Eine genaue Schilderung der Entwicklung der Gonophoren vom 2. Typus fehlt noch. Völlig sicher ist jedoch, daß die Gonophoren von *Gymnogonos* einen ganz einfachen Bau besitzen (Textfig. H). „Sie bestehen nur aus einer einfachen Ausbuchtung der ectodermalen und entodermalen Schicht des Hydranthen. Die Generationselemente werden hier im Ectoderm, wo

1) Die Beispiele in eckiger Klammer sind von mir in das Zitat eingefügt. K.

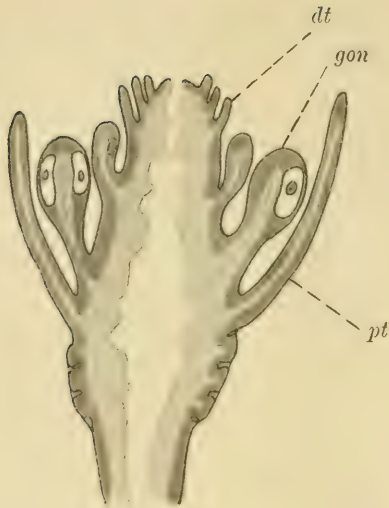


Fig. H.

Gymnognathus crassicornis. Schematischer Längsschnitt durch den Hydranthen.

pt proximale Tentakel. *dt* distale Tentakel. *gon* Gonophoren.

Nach BONNEVIE (1898).

sie ohne irgend eine andere Bedeckung als eine einfache Schicht Pflasterepithelzellen liegen, gebildet“ (BONNEVIE 1898, p. 471).

Ebenso entbehren nach MIYAJIMA (1900) und STECHOW (1909, p. 61) die Gonophoren von *Branchiocerianthus* jedes medusoiden Baues.

Für unser Problem der Phylogenese der Gonophorenformen der Hydroiden ist diese Gruppe von großem Interesse, da bei zahlreichen sich verwandtschaftlich nahe stehenden Formen die Ausbildung der Gonophoren so sehr verschieden ist, wechselnd von typischen Medusen bis zu einfachsten Sporophoren. Es ist nun wichtig, daß die Art der Gonophorenform wie auch die Ausprägung der vegetativen Teile der Polypen eine gewisse verwandtschaftliche Gruppierung erlauben. STECHOW führt darüber aus: „So besteht innerhalb der Familie [der Corymorphinen] von *Corymorpha* bis zu *Branchiocerianthus* eine deutliche Reihe, gekennzeichnet erstens durch fortschreitende Rückbildung der freien Medusen zu Sporosacs, zweitens immer größere Reduktion des Periderms, ... drittens durch zunehmende Größe, infolgedessen auch viertens durch immer dichtere und mächtigere Ausbildung des Wurzelschopfes, einhergehend fünftens

mit einer entsprechenden Rückbildung der Wurzelspitze, und sechs-
tens durch zunehmende Tendenz zum Vorkommen in größeren
Meerestiefen“ (1908, p. 25). In allgemeinerem Zusammenhang werden
wir auf diese Verhältnisse zurückkommen.

II. Reihe.

1. *Clavidae*.

Unter den Claviden kommen ebenso wie bei den Coryniden und
Tubulariden neben frei schwimmenden Medusen sessile Gonophoren
von verschiedenem Bau vor.

Eine freie Medusen bildende Form, *Dendroclava dohrni* WEISMANN
(1883), hat GOETTE entwicklungsgeschichtlich untersucht. Auch
hier geht nach seinen Angaben die Medusenbildung auf dieselbe
Weise wie bei *Syncoryne* vor sich. 4 entodermale Radial-
schläuche und ein vom distalen Ende sich einsenkender
Glockenkern geben die Grundlage des Medusenbaues ab. Auch
die weiteren Stadien entsprechen durchaus den Verhältnissen in
den andern Familien. Die einschichtige Entoderm lamelle (die
Umbrellarplatten) zwischen den Radialschläuchen, der Ringkanal
und das Manubrium entstehen wie dort. Im Gegensatz zu den
Syncoryne-Medusen besitzen die Quallen von *Dendroclava* bei ihrer
Ablösung eine größere Zahl von Tentakeln. Diese werden aber
nicht alle gleichzeitig gebildet; zuerst entstehen auch hier 4 Rand-
wülste in der Verlängerung der Radialschläuche, und auf ihnen er-
heben sich 4 Tentakel. Zwischen ihnen entwickeln sich neue Rand-
wulst- und Tentakelanlagen, so daß die Zahl auf 8 erhöht wird.
Auf diesem Stadium sah WEISMANN bei seinen Stöckchen die Me-
dusen sich ablösen, während GOETTE meist noch 1—3 weitere
Tentakelanlagen zwischen den ersten eingekeilt fand. Und zwar
entstanden sie nicht nur durch Interpolation, sondern auch durch
Spaltung der ersten Randwülste.

Neben diesen Medusen, die mit denen von *Syncoryne* und von
Tubulariden in allen frühen Stadien völlig übereinstimmen und auch
durch ihre Ontogenie deutlich auf eine typische Grundzahl der
Randwülste und Tentakel von 4 hinweisen, finden sich mannigfache
sessile Gonophorenformen bei Claviden.

In naher Verwandtschaft mit *Dendroclava* stehen nach ihrem
Trophosom die unter „*Clava*“ zusammengefaßten Arten, ferner *Cory-
dendrium parasiticum* CAVOLINI und *Cordylophora lacustris* ALLEN.

Die Sexualknospen von *Corydendrium parasiticum* haben nach WEISMANN und GOETTE einen sehr einfachen Bau. GOETTE hält sie für „nichts anderes als Hydranthenknospen, deren normale Entwicklung zu Hydranthen durch die Einwanderung von Keimzellen mehr oder weniger abgeändert wird“ (p. 59). Jedenfalls haben wir es mit einfachen zweiblättrigen Knospen zu tun, die nur eine entodermale Differenzierung im Anschluß an das Elivachstum zeigen (Follikelbildung).

Über den Formwert der Gonophoren von *Cordylophora lacustris* herrschen Meinungsverschiedenheiten. Während WEISMANN ihnen medusoiden Bau abspricht und ihren polypoiden Ursprung ihrem Bau nach für möglich hält, findet GOETTE sie medusenähnlich, indem er die mehr oder weniger regelmäßig ausgebildeten, verzweigten Entodermschläuche, die in die ectodermale Füllmasse hineinwachsen, als Homologa der Radialschläuche anspricht und das kompakte, die Sexualzellen bergende Innenectoderm dem Glockenkern allgemein homolog setzt. Da ich selbst Tatsachenmaterial zur Entscheidung dieser Frage nicht liefern kann, lasse ich die vergleichend-morphologische Deutung der Gonophoren dieser Art zunächst dahingestellt.

Die Mannigfaltigkeit der sessilen Gonophorenformen der Claviden wird noch erhöht durch 2 Arten, die MOTZ-KOSSOWSKA (1905) neuerdings beschrieben hat.

Cordylophora pusilla MOTZ-KOSS. (p. 63 ff.) soll einen Glockenkern und eine Entoderm lamelle entwickeln. *Cordylophora annulata* MOTZ-KOSS. (p. 67) dagegen ist der Autorin zufolge ohne Zweifel eine reduzierte Meduse, die sich, der meisten Organe einer ausgebildeten Meduse entbehrend, doch noch zu einem ephemeren Dasein löst.

Über die Entwicklung von *Clava squamata* MÜLLER herrschen große Meinungsverschiedenheiten. Ich habe diese Form eingehend untersucht, da ich glaube, daß die Ausbildung ihrer Gonophoren für die vergleichend entwicklungsgeschichtliche Beurteilung der ganzen Gruppe von besonderer Bedeutung ist.

Clava squamata MÜLLER.

Die Entwicklung der Gonophoren von *Clava squamata* wurde von WEISMANN (1883) beobachtet, von THALLWITZ (1885) für das männliche Geschlecht und später von HARM (1903) ausführlicher beschrieben. GOETTE hat (1907) eine im Aufbau des Trophosoms nahe verwandte Form, *Clava multicornis* FORSK., untersucht und kam zu durchaus andern Resultaten als die erstgenannten Autoren.

Da meine Befunde an *Clava squamata* von den Angaben GOETTE's durchaus abweichen und auch zu denen von HARM in manchem in Widerspruch stehen, gehe ich ausführlich auf die Gonophorenentwicklung dieser Art ein. Mein Material stammt von der norwegischen Küste und war z. T. mit Sublimat-Alkohol-Eisessig-Salpetersäure (GILSON-PETRUNKEWITSCH), z. T. mit Sublimat in Wasser fixiert. Für die feinen histologischen Einzelheiten, besonders für alle Punkte, wo die scharfe und differente Darstellung der Stützlamelle in Frage kam, erwies sich besonders die ersterwähnte Fixierung als vorzüglich geeignet.

Bei *Clava squamata* stehen die Gonophoren unterhalb der Tentakelregion rings um den Polypenkörper. Auf kurzen, zylindrischen Auswölbungen der Wand sitzen sie in großer Zahl zusammen, ganze Gonophorentrauben bildend. Die gemeinsamen niedrigen Stämme faßt HARM als „reduzierte Blastostylgebilde“ auf. Damit wird ihnen der Wert einer reduzierten Person zugesprochen, eines den Polypen des Stockes homologen Individuums. Ich glaube, wie auch GOETTE, nicht, daß diese Homologisierung berechtigt ist. Bei keiner verwandten Form sehen wir an dieser Stelle des Polypenkörpers echte Blastostyle sitzen, ausgebildete oder mehr oder weniger reduzierte Hydranthen, die ihrerseits die Gonophoren tragen. Bei den andern Arten der Gruppe knospen in dieser Region, meist in einer geringern Zahl als hier, die Gonophoren direkt vor. Ich glaube, wir haben es hier, wie bei den Tubulariden, mit einer Modifikation der proliferierenden Polypenwand zu tun, die auf die zeitlich zusammengedrückte Bildung einer ganzen Masse von Gonophoren auf engem Raum zurückgeht. Auch die Ontogenese der ganzen Gonophorentraube spricht nicht dafür, daß die gemeinsame Grundlage der Sexualknospen ein reduziertes Individuum ist. Die Wand des Polypen wölbt sich an der Knospungsstelle etwas vor (Fig. 42), und gleichzeitig oder kurz nacheinander wölben sich von der Kuppe der zylindrischen Ausstülpung der beiden Blätter des Polypen 2–3 Gonophorenknospen fingerförmig vor. Da immer neue Knospen von dem gemeinsamen Stiele aus entspringen, so kommt allmählich ein verästelter Gonophorenträger zustande.

Dieser Träger ist als einfache Auswölbung der Polypenwand in der Knospungszone durchaus mit der wulstigen Ausziehung der Polypenwand zu vergleichen, welche bei Arten, die die Gonophorenknospen in einem einzigen Kreise tragen, rings um den Polypenkörper zieht. Der Unterschied liegt darin, daß hier eine Knospung mehrerer

Gonophoren von einzelnen unzusammenhängenden Stellen aus getrennte Vorwölbungen bedingt. Auch bei Arten mit verstreuten Gonophoren wie *Syncoryne* kann, wenn aus der Basalregion eines Knospenstiels noch weitere Anlagen vorsprossen (cf. Fig. 14), die Polypenwand sich stärker auswölben und so einen kurzen gemeinsamen Stiel für mehrere Knospen bilden. Doch handelt es sich hier ausschließlich um ein sekundäres und gelegentliches Vorkommen, während hier bei *Clava* von vornherein die Ausstülpung der Polypenwand einen größern Umfang hat, als einer Knospe entspricht, meist gleich mehrere Knospen aus seiner Spitze hervorgehen läßt und auch später noch unter starker Knospenbildung sich weiter ausdehnt. Wir haben also hier eine geringe Andeutung der Bildung einer speziellen Ausgestaltung der knospenden Wandstellen vor uns, wie sie uns bei den Tubulariden als ausgeprägtes, die Gonophorenknospen lieferndes Trägerorgan (Proliferationsorgan) des Polypen, der selbst Blastostyl im allgemeinen Sinne ist, vor Augen tritt.

Handelt es sich um ein Individuum, das weibliche Gonophoren hervorbringt, so findet man schon zahlreiche Eizellen im Entoderm der Trägervorwölbung (Fig. 42). Die Herkunft dieser Zellen ist strittig. Nach HARM stammen sie aus dem Ectoderm. In ihm differenzieren sie sich im Beginn der Knospung am Hydranthen in der Knospungsregion und ihrer Umgebung. Sie lösen sich als sehr kleine Zellen aus dem Verbands und wandern durch die Stützlamelle hindurch ins Entoderm, hauptsächlich an der Stelle, wo dann die Vorwölbung der Wand auftritt. Im Entoderm wandern sie, rücken in die Trägerknospe ein und verteilen sich auf die jungen Gonophoren. Nach GOETTE entstehen die Eizellen ausschließlich im Entoderm und zwar „aus ungebildeten halben Entodermzellen“. Im Ectoderm finden sich sicher ausnahmsweise schon herangewachsene Keimzellen, auch in der obern Hälfte des Polypenköpfchens, seltner auch im Träger oder dem Gonophorenectoderm. Sie sind jedoch abortiv und gehen zugrunde. Auf die Frage der primären Herkunft der weiblichen Keimzellen gehe ich hier, als von meinem Thema abseits liegend, nicht ein, ebenso wenig auf die ersten histogenetischen Prozesse, die aus den beiden stark differenzierten Blättern an der Knospungsstelle 2 Lamellen wenig differenzierter Zellen bilden, welche die Knospe zusammensetzen. Diese Probleme sind theoretisch wichtig genug und verdienen, besonders in Hinblick auf die interessanten Angaben von HADŽI (1909) über die ersten Knos-

pungsvorgänge bei *Hydra*, eine eingehende Untersuchung, die nicht in dieser Arbeit nebenbei gegeben werden kann.

Jedenfalls vollzieht sich die Ausbildung der Eizellen in ihrem Wachstumsstadium, das Heranwachsen von Plasma und Kern im Entoderm, ausgehend von indifferenten Zellen, welche zwischen oder unter den gastraln Entodermzellen liegen.

Im Entoderm der Gonophorenstiele und des Trägers zeigen die Zellen des einschichtigen Epithels einen gleichartigen Charakter. Nachdem die Ausbildung des ganzen Gonophorenstandes ein Stück weit gediehen ist, bilden sich Muskelfibrillen in der Längsrichtung im Ectoderm aus, welche es ermöglichen, daß die Gonophorentrauben an den Polypen eng herangezogen werden. Das Ectoderm der Gonophorenknospen, die sich vom Träger vorwölben, ist einschichtig und ziemlich blaß; es stellt ein einfaches, mit der Knospe vorwachsendes Deckepithel dar, das entsprechend seiner Streckung zahlreiche Teilungen, aber zunächst nirgends eine besondere Wucherung aufweist. Das Knospenentoderm zeigt zahlreiche Einschlüsse von resorbierten Substanzen und färbt sich daher stark different gegenüber dem Ectoderm.

Die ersten Stadien der Bildung der Gonophorenorgane lassen sich für weibliche und männliche Knospen gemeinsam besprechen. Sie stimmen mit Ausnahme des Verhaltens der Keimzellen, die bei den Weibchen früh von der Stielseite her einwandern, bei den Männchen erst später auftreten, völlig überein. Die zunächst fingerförmigen Knospen werden allmählich durch distales Anschwellen birnförmig. Die ersten Differenzierungen zeigen sich am Ectoderm der Knospenkuppe: es wird ein Innenectoderm hergestellt.

Die Bildung des Innenectoderms beginnt genau wie bei *Cladocoryne* und *Syncoryne* mit einer rein polaren Zellenwucherung. Zunächst vermehren sich die Zellen des Ectoderms an der Kuppe, so daß ein kleiner Bezirk entsteht, in dem die Kerne dicht zusammengedrängt sind und das Plasma eine dunklere Tinktion zeigt. Diese Zellen rücken von der Oberfläche ab und vermehren sich weiter, so daß eine tiefere Schicht radiär nach der Spitze zu geneigter plasmareicher Zellen entsteht, während sich das Epithel von den Seiten über ihnen zusammenzieht (Fig. 43). Dieser Prozeß kommt auch in GOETTE's Bildern (1907, fig. 48—51) gut zum Ausdruck. Zwischen den konzentrischen Innenectodermzellen entsteht distal ein Spalt, welcher der Glockenhöhle von *Syncoryne* (Fig. 6ff.) und *Cladocoryne* völlig entspricht. Sie schließt sich dadurch, daß die naph-

förmige Innenectodermanlage oben zuwuchert (Fig. 44). Durch die anfänglich linsenförmige, später halbkuglige Anlage wird das Entoderm an der Spitze eingedrückt. Es greift am Rande mit einer scharfen Kante etwas zwischen die eingesenkten Zellen und das Außenectoderm hinein.

Diese Schilderung stimmt nicht mit der von HARM gegebenen überein. Ich habe eine Öffnung der Glockenhöhle nach außen durch eine Unterbrechung des Außenectoderms an der Spitze nicht gefunden. Sie lag bei den von mir untersuchten Stöckchen sicher nicht vor. Es ist möglich, daß trotzdem dieser Bildungsvorgang bei *Clara* manchmal so verläuft, wie ihn HARM geschildert hat. Doch ist es mir nicht wahrscheinlich, daß es sich hier um ein normales Bild handelt; denn der ganze Prozeß stimmt nach meinen Befunden so vollkommen mit der Innenectodermbildung von *Syncoryne*, *Cladocoryne* u. a. überein, daß ich nicht recht an das normale Vorkommen dieser Abänderung in der Glockenkernbildung glaube. Es kann leicht vorkommen, daß während der Zeit, in der sich das Innenectoderm absondert und zu einer Hohlkugel schließt, das sich darüber zusammenziehende Außenectoderm einreißt. Es ist anfänglich noch sehr dünn (Fig. 43, 44) und wird erst allmählich unter Zusammenrücken der Zellen von der Seite her zu einem gleichmäßig hohen Epithel.

Über die folgenden Stadien gehen die Meinungen der Autoren völlig auseinander. HARM schreibt: „Zu gleicher Zeit beginnt das vom Glockenkern nach dem Lumen des Gonophors zu vorgewölbte Entoderm sich zwischen äußeres Ectoderm und Glockenepithel zu schieben, wodurch eine hohle Entoderm duplicatur, der Entodermkelch, geschaffen wird“ (p. 125). Später wird „das Glockenepithel durch die primäre Entoderm lamelle vollends von dem äußern Ectoderm des Gonophors abgedrängt“, und es kommt „zur Bildung einer einschichtigen, definitiven Entoderm lamelle“ (p. 125/126). Einen ganz andern Hergang beschreibt GOERTE für *Clara multicornis*: „Schon zu der Zeit, wann die Anlage des Innenectoderms noch ganz oder zur Hälfte im Außenectoderm liegt, sieht man die äußeren Zellen der Anlage sich vom Kern ablösen: dies wird noch deutlicher an dem abgeplatteten scharfrandigen Innenectoderm, an dessen Oberseite sich sehr bald eine mehr oder weniger zusammenhängende Zone zwischen dem Rande und dem Scheitel von der soliden oder hohlen Kernmasse getrennt hat. Diese Zone verwächst auch am Scheitel zu einer den Kern oder das eigentliche Innenectoderm vollständig

überdeckenden „Außenkappe“, deren Rand sich abwärts auch über die seitlichen Teile des Entoderms vorschiebt. Bevor dies geschieht, kann aber zwischen diesem Rande der Kappe und dem Entoderm ein sehr merklicher Abstand bestehen, indem sich das centrale Innenectoderm oder die Eizellen dazwischen schieben: wie denn überhaupt alle hier in Betracht kommenden Vorgänge ziemlich unregelmäßig verlaufen“ (p. 83).

So bildet sich also die Zwischenschicht, welche in spätern Stadien bei weiblichen und männlichen Gonophoren zwischen Glockenkern und Außenectoderm zu finden ist, nach HARM (bei *Cl. squamata*) zuerst als Entodermduplikatur (doppelter Entodermbecher), nach GOETTE überhaupt nicht vom Entoderm aus, sondern als Abspaltung einer peripheren Schicht des Innenectoderms.

Zahlreiche Schnittserien lieferten mir Knospen dieser Stadien in allen Übergängen. Von dem unregelmäßigen Verlauf dieser Bildungsprozesse, den GOETTE erwähnt, habe ich nichts bemerken können. Ich fand immer dieselben Bilder, die sich ganz regelmäßig zu einer einheitlichen Entwicklungsreihe zusammenschließen. Niemals kamen mir Schnitte vor, die man im Sinne einer Entwicklung, wie sie GOETTE für *Clara multicornis* beschreibt, deuten könnte.

Bei gut fixiertem Material¹⁾ liegen die Blätter der Knospe stets dicht aneinander, durch die cuticulare Grenzlamelle getrennt. Es empfiehlt sich daher, die letztere scharf und distinkt zu färben.

Die hohle Entodermduplikatur HARM's, die übrigens auch auf seinen eignen Abbildungen nicht deutlich zutage tritt, ist nicht zu finden. Die Bildung der Zwischenlamelle verläuft vielmehr ganz ähnlich wie bei *Cladocoryne floccosa* (S. 71f., Fig. 28—30). Am Rande des gastraln Entoderms, das mit einer scharfen Kante aufwärts zwischen Ectodermkern und Außenectoderm hineingreift, tritt ringsum eine Zellenwucherung ein. Die Kantenzellen teilen sich, und die äußern Teilungsprodukte schieben sich in einer einschichtigen Lamelle vor. Es ist histogenetisch wieder ein ganz gleicher Prozeß wie die Bildung der einschichtigen Umbrellarplatten zwischen den Radialschläuchen. Je mehr sich der Glockenkern abwärts senkt, desto größer wird infolge der fortschreitenden

1) Gerade in diesen Stadien einer lebhaften Zellenwucherung in Ectoderm und Entoderm kann eine nur im geringsten mangelhafte Fixierung oder Nachbehandlung Schrumpfungen und Lücken hervorrufen, welche einen Zusammenhang vortäuschen oder verhüllen können.

taugential gerichteten Teilungen die entodermale Zwischenschicht, so daß sie das hohle Innenectoderm distal immer in gleichem Umfange umgreift. In Fig. 50 ist die Entoderm lamelle erst 2 Zellen hoch, ebenso etwa in Fig. 45. Wesentlich höher ist sie schon in den Figg. 51 u. 46 zugrunde liegenden Stadien.

Jetzt beginnt die Weiterentwicklung der männlichen und weiblichen Knospen infolge des verschiedenen Verhaltens der Keimzellen einen wesentlich verschiedenen Charakter anzunehmen. So empfiehlt es sich, ihre weitere Entwicklung getrennt zu besprechen.

In den weiblichen Knospen treten in diesen Stadien oder schon früher die Eier an das Innenectoderm, die Stätte, an der sie ihrer Reifung entgegengehen, heran. Mit dem Wachstum der Knospen sind sie immer mehr aus dem Gonophorenstiel nach dem distalen Ende vorgerückt. Das Knospenende erreichen immer nur ganz wenige Eier, die dann schon beträchtlich herangewachsen sind. HARM fand 1—4 Eier in den Gonophoren. In der Regel lagen 2 oder 3 Eier in einem Gonophor, seltner 1 oder 4. Ich habe nur Gonophoren mit 1 Ei oder 2 Eiern unter dem von mir verarbeiteten Material gefunden. Es scheinen hier, wie auch bei andern Arten, Schwankungen nach Ort und Jahreszeit vorzukommen.

Die Eier schieben sich auf der Stützlamelle unter den Entodermzellen vorwärts, in der Hauptsache jedenfalls durch aktive Ortsbewegung. Schnitte (Fig. 43) zeigen manchmal nur einen vorgewölbten Teil der Eizelle im Entoderm, die Durchsicht der ganzen Serie zeigt aber immer, daß sie auf der Stützlamelle aufsitzen. Distal rücken die Eier nun über die äußere Kante des Entoderms hinüber an die Entodermkuppe. Der Rand wird abwärts gedrückt, und das Ei lagert sich an die Unterfläche des Glockenkerns oder an die Stelle, an der er gebildet werden soll. Häufig, besonders wenn zwei Eier einwandern, berührt die eine Seite des Eies schon den Glockenkern, die andere noch die Außenwand, wenn schon die Einsenkung des Glockenkerns und die Vorwucherung der einschichtigen Lamelle von der Entodermkante aus im übrigen Umfang begonnen hat. Dann wird die Stelle des äußern Entodermrandes, die vom Ei abwärts gedrückt wird, verhindert zu wuchern. Es wird also von dieser Stelle aus keine Entoderm lamelle gebildet. Fig. 45 zeigt einen solchen Schnitt. Es ist der Mittelschnitt durch die Gonophorenknospe. Das Ei ist nicht in der Medianen getroffen, daher ist sein Kern nur angeschnitten. An der Stelle, wo das Ei noch die Außenwand berührt, im Präparat rechts, ist das gastrale

Entoderm von der Zwischenschicht völlig getrennt. Auf der linken Seite sieht man deutlich eine einschichtige Platte von der Höhe von 2—3 Zellen von der Entodermkante aus gebildet. Auf den vorhergehenden und folgenden Schnitten sieht man aber auch rechts den Zusammenhang zwischen der distal gelegenen Entodermmlamelle und dem gastraln Entoderm. Fig. 44 gibt ein solches Bild wieder, das aus einer Serie durch ein etwas jüngeres Gonophor stammt: im benachbarten Schnitt liegt hier auch das Ei der Stützlamelle gegen das Ectoderm noch völlig an. Die Entodermmlamelle über dem Ei entsteht nun offenbar dadurch, daß die von den umgebenden Stellen der Entodermkante auswachsenden Zellen sich über dem Ei vereinigen. Man kann nämlich ab und zu sehr junge Stadien antreffen, in denen direkt über dem Ei die Entodermmlamelle fehlt und bei der Durchsicht der ganzen Serie davor und danach getroffen wird. In Gonophoren, wie sie Fig. 44 und 45 darstellen, besteht noch ein Loch in der Entodermmlamelle da, wo das Ei an die Außenwand reicht. Diese Lücke schließt sich später. In den folgenden Stadien läßt sich fast immer die Entodermmlamelle rings um das Gonophor nachweisen, wenn sie auch häufig da, wo die Eier an die Wand stoßen, sehr dünn ist. Ob es auch möglich ist, daß ein einwanderndes Ei nachträglich die Entodermmlamelle durchbricht, kann ich nicht sagen: ich sah bei *Clava* niemals ein Ei erst zu so später Zeit in die Knospe einrücken, daß die Entodermmlamelle schon gebildet gewesen wäre.

Nach HARM und GOETTE verwächst die Zwischenschicht zwischen Glockenkern und Außenectoderm auch am Scheitel zu einer das Innenectoderm völlig überdeckenden Kappe. Das ist jedoch nicht richtig. Ich finde stets eine distale Unterbrechung der Entodermmlamelle (Fig. 46 ff. *öp*). In allen Stadien ist die Entodermmlamelle nur bis gegen die Kuppe des anfangs flach-konischen Glockenkerns vorgewachsen. Dort bleibt stets der Zusammenhang zwischen Innenectoderm und Außenectoderm erhalten, hier bilden die beiden Blätter wie bei *Cladocoryne* eine Öffnungsplatte. Der Glockenkern stellt anfänglich einen im Längsschnitt etwa dreieckigen Körper mit abgerundeten Ecken dar (Fig. 44, 45, 51), der einen kleinen konischen Raum einschließt (Fig. 44). Mit dem weiteren Wachstum flacht er sich ab, die Glockenhöhle wird zu einem engen Spaltraum (Fig. 45, 46). Seine Grundfläche paßt sich nun etwas den unter ihm liegenden Eiern an. Da sein Umfang nicht groß ist, be-

deckt er sie nicht ganz und liegt daher nur als flacher Sack zwischen dem Entoderm, den Eiern und dem Außenectoderm.

Schon in der Zeit vorher waren die Entodermzellen der Knospe dicht granuliert. Jetzt treten die Körnchen und Ballen resorbierter Substanz noch stärker in ihnen auf (Fig. 46) und verleihen ihnen noch dunklere Färbung im Hämatoxylinpräparat. Während bisher der Rand der Entodermkuppe mit der einschichtigen Entoderm lamelle, die von ihm vorgewuchert ist, eng zusammenhing, scheidet sich jetzt das gastrale Epithel durch eine basale Grenzlamelle von der Zwischenschicht ab.

Die Form, welche das distale Entoderm in der folgenden Entwicklungsperiode annimmt, hängt von der Zahl der Eier im Gonophor ab. Stets wächst die zwischen der Ansatzlinie der Entoderm lamelle in der Mitte gelegene Entodermkuppe gegen die Glockenhöhle hin vor. Von Anfang an bleibt das Entoderm der Kuppe teilweise am Glockenkern liegen. Wenn zwei Eier von den Seiten her einrücken, so wird die Entodermdecke dadurch an beiden Seiten nach unten gewölbt und in der Mitte zusammengepreßt. Es entsteht, wie auch GOETTE angibt, eine Entodermfalte zwischen den beiden Keimzellen (Fig. 46). Dabei bleibt es aber nicht. Die Falte wächst mit zunehmender Größe des Gonophors und der Eizellen zu einem mächtigen flachen Schlauche aus, der zwischen den Eiern liegt und bis zum Glockenkern reicht (Fig. 48). Wenn nur ein Ei eingewandert ist (Fig. 47), ist die Einbuchtung des Entoderms, die Nische, in der das Ei liegt, nur einseitig. Dann liegt der Glockenkern auf einer Seite dem Ei auf und bleibt auf der andern Seite mit dem gastraln Entoderm in Berührung. Auch hier erfolgt regelmäßig das Vorwachsen des distalen Entodermschlauchs (in der Richtung des Pfeiles in Fig. 42); doch liegt er jetzt einseitig im Gonophor. Eingepreßt zwischen das Ei und die Entoderm lamelle der einen Seite schiebt er sich vor, mit seiner Spitze immer an den Glockenkern reichend (Fig. 49). In dieser Lage fand ich ihn immer, im Gegensatze zu HARM. der angibt „wenn die Gonophoren eine Eizelle enthalten, kommt es nur in seltenen Fällen zur Ausbildung eines Spadix“ (p. 128).

Auch in diesen Stadien, in denen die Eier unter ständiger Nahrungsaufnahme vom Entoderm her mächtig herangewachsen sind und großscholligen Dotter in ihrem Plasma abgelagert haben, finde ich im Gegensatze zu HARM immer noch den Glockenkern bei der Durchsicht der ganzen Schnittserie durch das Gonophor. Sein Epi-

thel ist niedrig und blaß. Es ist in den peripheren Partien eingepreßt zwischen Entoderm-lamelle, Entoderm-schlauch und Eizellen. Nur am distalen Pol ist es etwas höher und liegt dem Außenectoderm direkt an (Fig. 48, 49 *öp*). Hier verlöten später die beiden Epithelblätter, und die Glockenmündung entsteht. So wird also, jedenfalls bei den mir vorliegenden Stöcken von *Clava squamata* aus Bergen, der Glockenkern nicht, wie HARM angibt, mit dem zunehmenden Wachstum der Eizellen völlig zusammengepreßt und von den Eizellen resorbiert, sondern sein distales Epithel bildet mit dem Außenectoderm die Glockenmündung. Die Entoderm-lamelle ist immer noch deutlich zu sehen, da sie auf beiden Seiten von einer scharf färbbaren Stützlammelle eingefast wird (Fig. 49 *entl*). Sie umkleidet den ganzen Umfang des Gonophors bis auf das erwähnte distale Mündungsloch.

Dem Außenectoderm, das bisher ohne weitere Differenzierung blieb, fällt noch eine wichtige Aufgabe zu. Seine Zellen werden nicht, wie HARM dies angibt, unter dem Druck der wachsenden Eier gedehnt und platt, sondern bilden ein ziemlich hohes Cylinderepithel. Schon in Stadien wie Fig. 49 beginnen sie auf ihrer Oberfläche eine derbe Cuticula abzuseiden (*p*). Diese Peridermbildung beginnt an der Stielseite und schreitet nach dem distalen Pol fort. Dieser selbst mit dem Mündungsgebiet des Gonophors bleibt zunächst noch ganz frei davon. HARM gibt nun an, daß die Spermatozoen durch die zu dieser Zeit äußerst dünn gewordene Gonophoren-hülle ins Ei treten. Im Gonophoreninnern finde nun die Furchung statt. Viel später noch sitze „der vielzellige solide Keim dem stark reduzierten Spadix ebenso wie das reife Ei mit einer Längsseite auf“. Ich fand den Sachverhalt wesentlich anders. Die erwähnte Peridermausscheidung dehnt sich über das ganze Gonophor aus und bildet eine kontinuierliche Cuticularhülle um dasselbe, nachdem vorher die Befruchtung vermutlich durch die Glockenmündung stattgefunden hat. Die ziemlich fest und stark gewordene Hülle hebt sich nun vom Ectodermepithel ab. Das Ei oder die Eier schlüpfen jetzt durch die Gonophoren-mündung heraus und kommen in den Raum zwischen der Hülle und dem Ectoderm zu liegen. Die Cuticularhülle stellt somit einen Brutsack dar.

Die ganze Gonophorenwand fällt nun zusammen. Das vorher sehr weite Epithel bildet zusammengefaltet den Boden des Eisacks (Textfig. J *ec*), darin liegt zusammengeschrumpft der Entoderm-schlauch. Von dem Innenectoderm und der Entoderm-lamelle ist

kaum mehr etwas erhalten. Höchstens sieht man von der letztern noch einige zusammengefaltete Stützlamellenreste. In der Peridermhülle wird die Furchung durchlaufen; sie wird durchbrochen, wenn die Planularlarven fertig sind.



Fig. J.

Clava squamata. Gonophor nach der Entleerung der Eier in den cuticularen Brutsack (*cu*).

ec Gonophorenectoderm. *entl* Entoderm-lamelle. *emb* Embryo in vorgerückter Furchung.

Bei den männlichen Gonophoren sind die ersten Stadien völlig gleichartig wie die der weiblichen Knospen. Die Einsenkung des Glockenkerns und die Bildung der einschichtigen Entoderm-lamelle von der äußern Kante des gastraln Entoderms aus läßt sich bei ihnen noch weit besser als bei den weiblichen Gonophoren beobachten, da keine Einwanderung von Keimzellen die Bilder trübt. Der Glockenkern ist zuerst kuglig (Fig. 50), dann senkt er sich tiefer ein und wird etwa konisch. Die im Längsschnitt spitz dreieckige Glockenhöhle wird ringsum von einer Schicht hoher Epithelzellen umgeben. Distal bleibt das Innenectoderm stets am Außene-pithel liegen und wird nie, wie dies THALLWITZ angegeben hat, durch die Entoderm-lamelle von ihm abgedrängt (*gö*). Das Innen-ectoderm wächst nun stark und verbreitert sich an der Basis, so daß es wie in den weiblichen Knospen zu einem ziemlich flachen

Sacke wird. Dabei wird der Boden der Glockenhöhle mehrschichtig. Eine Anzahl der ectodermalen Zellen, zunächst besonders solche, die in der untern Schicht liegen, nehmen an Größe zu; ihr Plasma tingiert sich dunkler, die Kerne werden größer und unterscheiden sich auch durch ihre Struktur etwas von den andern Kernen des Innenectoderms. Auch Mitosen werden häufig angetroffen. Diese dunkler färbbaren, wuchernden Zellen sind, wie die weitere Entwicklung ergibt, Ursamenzellen. Daß sie von außen her, vom Entoderm, in den Glockenkern eingewandert sind, wie HARM angibt, halte ich für ausgeschlossen. Ich konnte ebensowenig wie GÖTTE bei *Clava multicornis* im Entoderm männlicher Knospen wandernde Keimzellen nachweisen. Ich halte daher WEISMANN'S Beobachtung (1883, p. 22 f.), daß die Samenbildner bei *Clava* aus Zellen des Glockenkerns entstehen, für erwiesen. Die Ursamenzellen bilden rasch durch lebhaftete Teilungen eine dicke Lage von Keimzellen, welche die Glockenhöhle bis auf einen ovalen Spalt verengert (Fig. 53). Während die Keimzellen im Stadium der Fig. 52 noch auf ihrer Oberfläche von indifferenten Zellen bedeckt sind, verschwinden diese nun, und der ganze Boden der Glockenhöhle wird von dem Keimzellenlager eingenommen. Die Decke der Höhle, das äußere Glockenhöhlenepithel, bleibt wohl erhalten. Es zieht sich seitlich zwischen den Keimzellen und der Entoderm lamelle nicht weit abwärts, so daß die Hodenmasse direkt an die Stützlamelle der entodermalen Zwischenschicht anstößt. WEISMANN hat schon die eigentümliche Tatsache der Anwesenheit von Nesselkapseln im Hoden beobachtet. THALLWITZ und HARM haben sie bestätigt. Auch ich fand mitten zwischen den Spermatogonien dieselben schmalen, kleinen Nesselkapseln eingestreut, wie sie auch im Ectoderm der Knospe zu sehen sind.

Im gastraln Entoderm treten Einschlüsse resorbierter Substanzen immer reichlicher auf. Das Epithel, welches das Gastrallumen auskleidet, scheidet sich nun, wie in den entsprechenden Stadien der weiblichen Gonophoren (Fig. 47), von den Zellen der Entoderm lamelle durch eine cuticulare Basallamelle (Fig. 52, 53). Die Kuppe des Entoderms, über der die Keimzellenmasse liegt, hebt sich nun empor und wächst als fingerförmiger Entoderm schlauch in diese hinein. Die Spermatogonien werden auseinandergeschoben, und der Entoderm schlauch dringt bis zum Rest der Glockenhöhle vor. Von dem spaltförmigen Lumen wird er nur durch eine dünne Stützlamelle getrennt. Manchmal liegt er auch dem distalen Innenectoderm völlig an, und die Glockenhöhle erscheint völlig verdrängt; selten wächst er mehr

seitlich vor und liegt einseitig in der Hodenmasse. Fig. 54 zeigt ein schon stark herangewachsenes Gonophor im medianen Längsschnitt. In einem dicken Ringwulst liegt die Gonadenanlage um den zentralen Entodermschlauch. Vom äußern Rande des gastraln Entoderms zieht, jederseits von einer Stützlamelle eingefast, die Entoderm-lamelle nach dem distalen Knospenende, wo sie unterbrochen ist. Das obere Epithel des Innenectoderms liegt dem Außenectoderm unmittelbar an. Hier bricht später die Glockenöffnung durch. Unter dauernder Vermehrung der Keimzellen wächst das Gonophor noch weiter heran. Während diese dann die Spermatocyten-teilungen durchmachen und zu den reifen Spermien werden, schrumpft der zentrale Entodermschlauch zu einem dünnen Strang ein und sinkt zu einem Häuflein sich auflösender Zellen in der Tiefe des Gonophors zusammen. Die Wand wird stark gedehnt, daß Außenectoderm wird platt, die Entoderm-lamelle sehr dünn: ihre zwischen die beiden Stützlamellen eingepreßten, dunklen Kerne bleiben immer noch sichtbar.

Die hier für *Clava squamata* gegebene Schilderung der Gonophorenentwicklung weicht von den Angaben von GOETTE über *Clava multicornis* und von HARM über *Clava squamata* erheblich ab.

Die Gonophorenentwicklung beginnt mit der Bildung eines Innenectoderms, die der Glockenkernbildung bei *Syncoryne* etc. durchaus ähnlich ist. Dann wächst von dem Außenrande des gastraln Entoderms eine einschichtige entodermale Zwischenlamelle empor und schiebt sich zwischen das hinabsinkende Innenectoderm und das Außenectoderm hinein. Das Innenectoderm enthält im Innern eine Höhle, die zu einem engen distalen Spaltraum wird. Bei den weiblichen Knospen liegt es den zugewanderten Eiern als flacher Sack auf, bei den männlichen Knospen liefert der Boden der Innenectodermhöhle die Geschlechtszellen. Das distale Innenectoderm bleibt dauernd mit dem Außenectoderm in Verbindung und bildet mit ihm die Öffnungsplatte, welche zur Glockenmündung führt. Das gastrale Entoderm wächst nach der Spitze des Gonophors zu (gegen die Glockenhöhle hin) zu einem Magenschlauch aus.

2. *Bougainvillidae*.

In dem zur Familie „Bougainvillidae“ zusammengefaßten Formenkreise stehen offenbar die Atractyliden mit den Gattungen *Perigonimus* (SARS) [und *Atractylis* (WRIGHT)], *Pachycordyle* (WEISMANN), *Garreia* (WRIGHT), *Dicoryne* (ALLMAN), *Bougainvillia* (LESSON) u. a. auf

einer Seite und auf der andern Seite die Hydractiniden in engerer Verwandtschaft. Auf die nahen Beziehungen der Formen dieses Kreises hat besonders SCHNEIDER (1898) hingewiesen; eine weitere systematische Diskussion dieser Gruppe findet man besonders bei MOTZ-KOSSOWSKA und BONNEVIE.

Wie unter den bereits besprochenen Familien finden wir auch hier bei Arten, deren Trophosome äußerst ähnlich sind, ganz verschiedene Gonophorenformen. Die Gonophorenentwicklung von 3 Formen der 1. Gruppe und von 2 der 2. ist durch GOETTE genauer untersucht worden.

Die Medusen von *Bougainvillia fruticosa* und von *Perigonimus repens* entstehen nach GOETTE — und ich kann dies nach eignen Beobachtungen an *Perigonimus vestitus* und *Bougainvillia fruticosa* nur bestätigen — auf durchaus gleiche Weise wie die Medusen der übrigen Athecaten. Besonderheiten zeigen sich nur in der Entwicklung der Geschlechtsorgane und der Tentakel. Die 8 Tentakel der Medusenknospe von *Bougainvillia* entstehen paarweise an jedem der 4 Randwülste, indem er an der Spitze gabelig auswächst.

Bei *Dicoryne conferta* lassen die Gonophoren jeden medusoiden Bau vermissen. Sie sind einfache zweiblättrige Ausstülpungen der Polypenwand. Die im Ectoderm entstehenden Eier lagern sich zwischen die beiden Epithelien. Die beiden später basal vorwachsenden Tentakel sind eine Erwerbung dieser einzelnen Art. GOETTE deutet sie als Merkmale für die Polypenähnlichkeit dieser Keinträger. „Es fehlt nur noch der Mund, um ein Hydranthenköpfchen fertig zu machen“ (p. 68). GOETTE spricht also die *Dicoryne*-Gonophoren als Polypoide an.

Damit ist die Mannigfaltigkeit der bei den Atractyliden vorkommenden Typen noch lange nicht erschöpft. Ich verweise nur auf die anscheinend sehr einfachen Sporophoren von *Heterocordyle* und *Bimeria* und die Gonophoren von *Garreia*, welche nach ALLMAN (1871–1872, tab. 12) eine ziemlich weite Gonophorenhöhle und 4 kurze Radialkanäle enthalten. Doch liegen weitere entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen nicht vor.

Bei den Hydractiniden finden wir ähnlich wie bei den Tubulariden Vollmedusen, Medusoide und Sporophoren in engstem Verwandtschaftskreise, in der Artengruppe *Hydractinia-Podocoryne*, die heute fast allgemein in einer Gattung vereinigt wird.

Podocoryne carnea Sars.

Die Entwicklung der Medusen von *Podocoryne* (*Hydractinia*) *carnea* habe ich eingehend untersucht. Ich gehe jedoch nur ganz kurz auf die Resultate ein. Der Entwicklungsverlauf stimmt in allen wesentlichen Punkten mit *Syncoryne* überein und wurde schon von GOETTE sehr ausführlich beschrieben.

Auch hier bildet eine polare Einwucherung radial nach der Spitze der Gonophorenknospe zusammengeneigter Zellen die Anlage des Innenectoderms, das sich alsbald in einschichtiger Lage um die Glockenhöhle anordnet. Im Umfang des Glockenkerns wachsen die 4 Radialschläuche empor (Fig. 55a—d), die Spadixplatte (*sp*) in der Tiefe lassend. Auch die folgenden Stadien der Medusenbildung stimmen völlig mit *Syncoryne* überein. Die weitere Entwicklung des Glockenkerns, die Bildung der Velarplatte, der entodermalen Umbrellarplatten und des Manubriums findet durchaus so statt, wie GOETTE es beschrieben hat. Jedoch in bezug auf den Prozeß, der zur Verengung des Gastralumens der Knospe und dem Wachstum der Radialschläuche und der Manubriumwand nach abwärts führt, kann ich GOETTE für *Podocoryne* ebensowenig wie für *Syncoryne* und *Cladonema* zustimmen. Eine Verwachsung der Ränder der Entodermfalten zwischen den Radialschläuchen findet nach meinen Präparaten auch hier nicht statt; sondern genau wie bei den andern Anthomedusen senkt sich der Umschlagsrand (Fig. 56 *rf*) vom Spadix in die Innenwand der Radialschläuche, der in den Interradien in die Interradialfalten übergeht (vgl. Textfig. B), mit diesen immer tiefer ein durch ein starkes Wachstum des umbrellaren Entoderms in den basalen Regionen.

An den Enden der Radialschläuche entstehen die 4 starken Randwülste (Fig. 56, 57), die von den Seiten her die Velarplatte überwölben. Von ihnen aus wachsen im folgenden Entwicklungsstadium die Tentakel vor. Im Gegensatz zu *Syncoryne* und *Cladonema* sind sie nicht hohl, sondern enthalten eine solide Entodermachse. An der Kuppe der Entodermauftreibung, die die Grundlage der Randwülste bildet, beginnen die Zellen sich zu teilen und, wie bei der Bildung eines Hydranthententakels (vgl. KÜHN, 1909, p. 392 ff.) wölbt zunächst ein mehrzeiliger Entodermkegel das Ectoderm vor (Fig. 57 *tb*). Zunächst bildet das Tentakelentoderm noch einige Zeit eine mehrreihige Säule. Während des spätern Längenwachstums keilen sich

die Zellen aneinander vorbei und erlangen dadurch die einreihige Anordnung der definitiven Tentakelachse.

Während des Vorsprossens der Tentakel erfolgt die Öffnung der Velarplatte. Nach GOETTE beginnt „der Durchbruch der Velaranlage so, daß die Mitte der äußeren Ectodermsschicht sich öffnet und die dem Glockenkern angehörige tiefere Schicht sich in jene Öffnung bruchsackartig vordrängt“ (p. 16). Er hält es für wahrscheinlich, „daß das Vordringen der Glockenkerndecke die eigentliche Ursache des Durchbruchs ist, worauf erst das Velum als ein platter Ring fertig vorliegt“ (p. 17). Nach vielen Schnitten durch entsprechende Stadien glaube ich nicht, daß es sich um ein einfaches Durchreißen des Außenectoderms unter dem Einfluß des vordringenden Innenectoderms handelt. Bilder, die ganz der folgenden Schilderung entsprechen, erhielt ich auch von *Syncoryne* und *Cladonema*. Die beiden Blätter, das Außenepithel und das Dach der Glockenhöhle, liegen fest aneinander, nur durch die gemeinsame cuticulare Grenzlamelle geschieden. Ursprünglich sind die Zellen beider Epithelien gleichmäßig hoch (vgl. Fig. 11, 14, 40). In Textfig. Ka—c sind nun 3 aufeinanderfolgende Stadien des Velardurchbruchs von *Podocoryne* bei starker Vergrößerung dargestellt. Zuerst wird das Epithel in der Mitte der Platte niedriger, und zwar das Innen- wie das Außenectoderm (Textfig. Ka). Auch die Stützlammelle wird verdünnt. Die Zellen bilden an der Eröffnungsstelle allmählich nur noch ein sehr plattes Epithel, wobei das Außenectoderm etwas vorangeht. Dann weichen die Zellen in der Mitte völlig auseinander. In Textfig. Kb ist nur noch eine kernlose dünne Plasma-verbindung über und unter der Mitte der Stützlammelle zu sehen. Diese selbst ist hier schon im Schwinden begriffen. Sie wird immer dünner und löst sich zuletzt ganz. Auch die Zellen reißen voneinander, und die Öffnung ist hergestellt. Starke Zellenwucherungen, besonders am freien Rande des Innenectoderms, verschmelzen die beiden Epithelien im Umfang des Loches (Textfig. Kc), daß bald eine scharfe Grenze zwischen ihnen nicht mehr zu sehen ist. Der ganze Prozeß ist ein „Durchschmelzen“ und „Verlöten“ der 2 sich berührenden Epithelschichten und der sie trennenden Stützlammelle. Es ist ein Vorgang, der auf einer entsprechenden Veränderung beider Blätter beruht, wie wir ihn häufig bei der Bildung von Körperöffnungen zu beobachten Gelegenheit haben, so auch bei der Öffnung des Mundes von Polypknospen und des Manubriummundes. In den folgenden Stadien wird das Velum in die Glockenhöhle umgeschlagen:

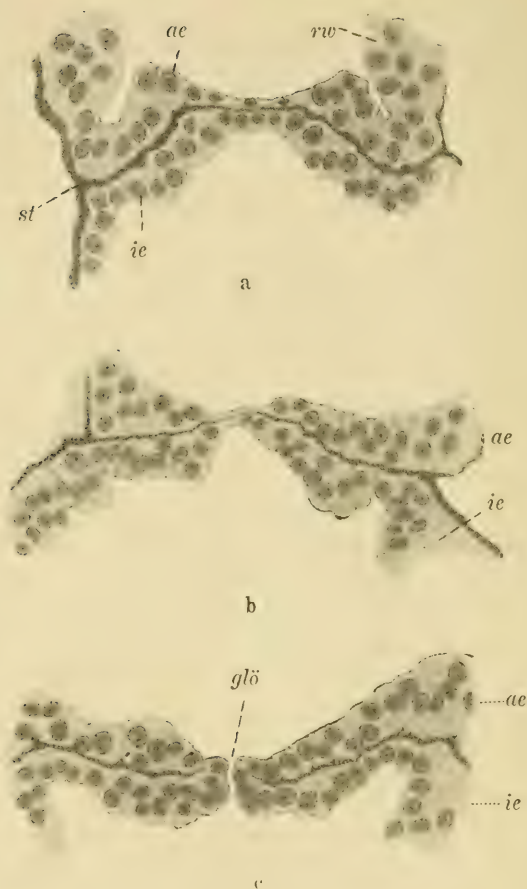


Fig. K.

Durchbruch der Velarplatte bei *Podocoryne carnea*.

ae Außenectoderm. ie Innenectoderm. st Stützlammelle. rw Randwulst.
glö Glockenöffnung.

Z. Ob. $\frac{1}{12}$, C. oc. VI (red. $\frac{3}{4}$).

die Tentakel wachsen zur Öffnung hinein und füllen die Subumbrellarhöhle in vielen Windungen aus.

In diesen Stadien findet man in weiblichen Knospen immer im Ectoderm des Manubriums schon stark herangewachsene Eizellen (Fig. 56). Sie sind dahin ausgehend von einer ectodermalen Keimstätte in der Knospungsregion des Blastostyls durch eine weiträumige Wanderung gelangt, die von WEISMANN (1883), ISHIKAWA (1888)

und GOETTE (1907) eingehend behandelt wurde. Die Anlagen der Hoden entstehen ebenfalls im Ectoderm und wachsen zu 4 interradialen Wülsten im Manubrium aus. Auf die weitere Entwicklung zur fertigen Meduse (*Dysmorphosa carnea* HAECKEL), die mit 4 radialen Marginaltentakeln und 4 Mundcirren frei wird, gehe ich nicht ein.

Neben den Medusen produzierenden „*Podocoryne*“-Arten kommen unter den Hydractiniden einige andere Gonophorenformen vor, von denen ich zum Vergleich einige aus der Literatur zusammenstelle. Zunächst kennen wir eine Anzahl von Medusoiden.

Hydractinia allmani BONNEVIE (1898, p. 485) besitzt Gonophoren mit 4 wohlentwickelten Radialkanälen. Im Manubrium reifen die Sexualprodukte heran und füllen im alten Gonophor die Glockenhöhle völlig aus.

Ebenso besitzen *Hydractinia ornata* BONN. (1898, p. 485 f.), *H. aculeata* WAGN. und *H. fascicola* SARS sessile Medusoide (vgl. MOTZ-KOSSOWSKA, 1905, p. 86 ff.), bei denen die 4 Radiärkanäle z. T. auch der Ringkanal erhalten ist. Bei einigen erhält sich auch am fertigen Gonophor die Medusenorganisation, während bei andern die Radialkanäle obliterieren und am Ende fast nichts mehr von den umbrellaren Organen zu sehen ist.

Neben diesen Medusoiden stehen Sporophoren von verschiedenem Bau. Zunächst ist *Hydractinia echinata* FLEM. zu erwähnen.

Die ältern Angaben von E. VAN BENEDEN (1874) und WEISMANN (1883) stimmen in bezug auf den Aufbau der Knospe überein. Danach ist die Entwicklung von *Hydractinia echinata* der von *Clara squamata* ähnlich. Ein Innenectoderm senkt sich an der Knospenkuppe ein, das von einer soliden Entodermis umwachsen wird. Die Keimzellen wandern nach WEISMANN aus dem Entoderm der Knospe an den Glockenkern und werden später von dem Epithel des Glockenkerns und der ectodermalen Zwischenschicht bedeckt.

Diesen Angaben widersprechen BUSTING (1894) und GOETTE (1907). Beide vermissen die entodermale Zwischenschicht und finden die Keimzellen nur von ectodermalem Gewebe überzogen. Dieses besteht aus dem Innenectoderm und Außenectoderm. Das erstere senkt sich nach GOETTE als linsenförmiger Zellenkomplex ein und spaltet sich in eine äußere „Deckschicht“ und eine Innenschicht, die die

Keimzellen überzieht. Später sollen beide Schichten wieder zusammengepreßt und ununterscheidbar werden. Auf die verschiedenen Ansichten über die Herkunft der Keimzellen brauche ich hier nicht einzugehen. Da mir Material von *Hydractina echinata* nicht zur Verfügung stand, kann ich den merkwürdigen Gegensatz der Angaben der verschiedenen Autoren nicht erklären.

Jedenfalls steht fest, daß *Hydractinia echinata* Sporophoren besitzt, die ein Innenectoderm ausbilden und denen Radialschläuche fehlen.

Eine Hydractinide mit sehr einfach gebauten Sporophoren hat BONNEVIE beschrieben: *Hydractina humilis* BONN. (1898. p. 487). bei der Eier und Spermatozoen in einem Gonophor reifen.

Also auch hier finden wir nebeneinander Medusen, sessil gewordene Medusoide und Sporophoren von einfachem Bau in enger systematischer Nachbarschaft.

B. Thecaphora.

Im Stockbau und der Struktur und Entwicklung der Einzelhydranthen zeigen die Thecaphoren eine weit größere Mannigfaltigkeit als die Athecaten (vgl. KÜHN, 1909). Unter den Familien mit stark abgeleitetem Trophosom, den Sertulariden und Plumulariden, sind die Geschlechtsträger fast ausschließlich recht einfach gebaute Gonophoren. Erst in neuester Zeit wurden auch hier durch Mme S. MOTZ-KOSSOWSKA (1907, 1908) kompliziertere Gonophorenformen bekannt, die sich sogar vom Stocke ablösen. Sie kommen vor bei *Plumularia obliqua* SAUNDERS und bei *Sertularia operculata* L.

Auch die Sexualprodukte der Haleciden reifen mit wenigen Ausnahmen, so eines von TORREY (1902) beschriebenen *Campalocium medusifera*, in sessilen Geschlechtsindividuen. Frei schwimmende Medusen sind lange bekannt bei den Campanulariden und Campanuliniden, wo sie neben sessilen Gonophoren vorkommen. Die Medusen der Thecaphoren sind alle Leptomedusen. Eine durchgreifende Zuordnung der Familien und Gattungen der Leptomedusen zu thecaten Hydroidenstöcken ist heutzutage noch nicht möglich. Die Kenntnis der ganzen Entwicklungszyklen der meisten Arten ist noch äußerst lückenhaft. Wir kennen zwar eine ganze Anzahl von Medusen, hauptsächlich aus der Familie der Eucopiden, welche mit Campanulariden oder Campanuliniden in Generationswechsel stehen. Meist sind jedoch nur die jungen Medusen beobachtet, welche aus

den Gonangien schlüpfen. Sie machen außer der Größenzunahme meist noch eine Anzahl von Veränderungen durch, die bei manchen Arten so durchgreifender Natur sind, daß man die eben frei gewordenen Tierchen geradezu als „Larven“ bezeichnen kann. Neben diesem ausgeprägten Generationswechsel finden sich auch bei Campanulariden und Campanuliniden sessile Gonophoren mannigfacher Art.

Von Campanuliniden und Haleciden konnte ich aus Mangel an geeignetem Material die Gonophorenentwicklung nicht untersuchen. Einige Sertulariden und Plumulariden haben mir vorgelegen; doch werde ich in dieser Arbeit auf diese beiden Familien nicht näher eingehen, da ich ihnen eine gesonderte Untersuchung widmen möchte. So werde ich im Folgenden nur die Entwicklung von einigen Gonophoren von Campanulariden behandeln.

Campanularidae.

Die Gruppe der Campanulariden, welche einer Revision sehr bedürftig erscheint, umfaßt mehrere Formengruppen, die schon in der verschiedensten Weise in Gattungen zusammengefaßt wurden. In neuerer Zeit haben vor allem LEVINSEN (1893) und BROCH (1905) eine natürliche Gruppierung angebahnt. Eine systematische Diskussion dieser Verhältnisse liegt mir in dieser Arbeit natürlich ganz fern. Für die vergleichende Betrachtung ist jedoch eine kurze Vorbemerkung nötig.

Mit *Clytia johnstoni* ALDER stehen offenbar nach dem Aufbau ihrer vegetativen Teile *Campanularia hincksi* ALDER, *Camp. calyculata* HINCKS, *Camp. colubilis* L., *Camp. verticillata* L., *Eucopella campanula* LENDENFELD u. a. in näherer Beziehung (Gattung „*Campanularia*“ LEVINSEN mod.). Dagegen scheinen die verzweigten Obelien, *Campanularia flexuosa* HINCKS und die Gonothyraeen (*Gonothyraea loreni* ALLM., *Gon. hyalina* HINCKS, *Gon. gracilis* SARS) in enger Verwandtschaft zu stehen (Gattung „*Laomedea*“ LEVINSEN mod.). Trotz der Berechtigung dieser Gruppierung scheint mir ein Zusammenziehen der mannigfachen Formen in 2 Gattungen etwas weitgehend. Ich glaube, daß häufig auch die Art und Verwandtschaft der Gonosome eine engere Zusammengliederung einer geringern Anzahl von Arten empfiehlt. Ich werde jedenfalls für die vorliegende Untersuchung für die engern Gruppen die Namen *Obelia*, *Gonothyraea*, *Clytia* usw. beibehalten, während ich für *Campanularia flexuosa* die Bezeichnung *Laomedea* (LAMX.) verwende, um die sicher notwendige Trennung

dieser Art von der *hincsi-calyculata*-Gruppe zum Ausdruck zu bringen.

Im Folgenden gebe ich meine Untersuchungen über die Entwicklung von *Obelia dichotoma* L., *Gonothyraca loreni* ALLM. und *Laomedea fleuosa* HINCKS. also von 3 Formen aus der *Obelia-Laomedea*-Reihe. Einige Arten der *Campanularia*-Gruppe hat GOETTE entwicklungsgeschichtlich untersucht. Auf sie werde ich vergleichend eingehen.

Obelia dichotoma L.

Verschiedene Autoren haben gelegentliche Bemerkungen über die Entwicklung von *Obelia*-Medusen gemacht. AGASSIZ (1862), DE VARENNE (1882). WEISMANN (1883) bemerkten, daß bei der Medusenknospung ein Glockenkern auftritt, während HAMANN (1882) auch glaubte, für diese Meduse einer Campanularide eine doppelwandige Entodermmlamelle und deren interradiale Verschmelzung zu einer sekundären Entodermmlamelle nachweisen zu können. Ausführlich hat GOETTE die Gonophorenentwicklung von 3 *Obelia*-Arten beschrieben, von *Obelia geniculata*, *O. dichotoma* und *O. longissima*.

Ich habe nur *Obelia dichotoma* aus dem Golf von Neapel eingehend untersucht.

Ich kann GOETTE für diese Art fast nur beipflichten. Es soll daher nur kurz auf die für die vergleichende Entwicklungsgeschichte wichtigsten Momente eingegangen werden.

Die Gonangien der Obelien entstehen als Sekundärknospen an Stellen, wo auch Polypenknospen entstehen können. Die ersten Stadien der Gonangienentwicklung sehen aus wie die zur Bildung eines Polypen führenden Knospungsstadien. Es bilden sich einige basale Peridermringe, dann erweitert sich das distale Knospenende keulig. Nun plattet sich die Knospenkuppe bei den Gonangienknospen viel früher ab, so daß ein kurz kegelförmiges Gebilde entsteht, dessen Höhe viel geringer ist als die einer Polypenknospe mit beginnender Endplattenbildung. Jetzt hebt sich unmittelbar unter der Endplatte das Ectoderm in einer ringförmigen Einziehung von der Peridermhülle, der „Gonotheca“, ab, und es bilden sich die ersten Gonophorenknospen (Textfig. L). Unterhalb dieser Region liegt das Ectoderm des Gonophorenträgers seiner Cuticularhülle noch dicht an. Später löst es sich dann abwärts bis zum Stiel von ihr ab. Es bildet sich nicht wie bei den Polypenknospen ein basales Diaphragma aus, sondern die Gonothekenwand geht unmittelbar in den geringelten Stiel über. Das in der Gonotheca steckende Indi-

viduum, Blastostyl, ist als ein Polyp mit einer von einem gewissen Stadium an abgeänderten Ontogenie aufzufassen. Die Endplatte des Blastostyls, an der also die Bildung der Tentakel, des Mundkegels und Mundes ausgefallen zu denken ist, bildet später die Gonothecenmündung. Wenn an den obersten Medusenknospen die Tentakel vorgewachsen sind, beginnt sich die Mitte der Endplatte nach außen zu wölben und bildet einen kurzen flaschenförmigen Aufsatz auf der vorher ebenen Schlußplatte der Gonotheca aus. Das Ende dieser Röhre senkt sich ein, und wenn sich die Endplatte des Blastostyls vom Periderm abhebt, entsteht ein distales Loch. So wird das Gonangium geöffnet, und die jungen Medusen können auschwärmen.



Fig. L.

Obelia dichotoma. Bildung der ersten Gonophorenanlagen an der Blastostylknospe.
r Rand der Endplatte. *glk* Gonophorenknospen.

Die Medusenknospen sprossen im ganzen Umfang des Blastostyls vor. Sie sind nicht in regelmäßigen Kreisen, sondern nahe beieinander unregelmäßig angeordnet. Während ihre Bildung vom distalen Ende nach abwärts fortschreitet, wächst das Gonangium noch immer in die Länge. Der Endplattenrand (Textfig. L *r*) scheidet immer noch weiter Periderm ab, die Gonotheca aufwärts fortsetzend, und die basalen Teile strecken sich, bis die definitive Größe der Gonotheca erreicht ist und die abwärts schreitende Knospung am Gonangienstiel ihr Ende findet.

Es lassen sich bei der Medusenknospung auch wieder einige

Bildungsstadien unterscheiden, welche im allgemeinen denen der Athecatenmedusen entsprechen.

1. Die bei der Streckung des Blastostyles stark verdünnte Wand verdickt sich an der Knospungsstelle, und es entsteht eine zweiblättrige Vorwölbung aus hohen Zellen. Von dem Ectoderm, das über der Knospe zweischichtig wird, blättert zunächst eine oberflächliche Schicht als „Mantel“ ab. Er überzieht als dünne einschichtige Lamelle die Knospe und geht basal in das einschichtige Ectoderm des Blastostyls über. Unter den Zellen der Mantellamelle sind viele stark angeschwollen, von im lebenden Tier stark lichtbrechenden Körnern erfüllt (Fig. 58 *ex*). Sie kommen auch im Deckepithel des Gonophors und des Blastostyls nicht selten vor. Sie müssen wohl als „Excretzellen“ angesprochen werden. Stehen viele Knospen nahe zusammengedrängt, so sind die sich berührenden Seitenwände der Mantellamellen verschmolzen (GOETTE, p. 231). Schon sehr früh schmürt sich die junge Knospe basal ein, ohne daß aber wie bei den Athecaten ein Gonophorenstiel entsteht. In dem engen Raum rings um das Blastostyl sitzen die Knospen diesem dicht auf.

2. An der Spitze der Knospe entstehen nun die Hauptanlagen der Medusenorgane: Glockenkern und Radialschläuche. Das Auftreten dieser Anlagen zeigt eine große Übereinstimmung mit den entsprechenden Bildungsprozessen bei Athecatenmedusen. Einige Unterschiede fallen aber doch auf.

Am Entoderm treten 4 Radialzipfel auf (Fig. 58 *r*), die schon MERESCHKOWSKY (1878) gesehen hat. Sie wachsen als Radialschläuche getrennt vor, während sich der Glockenkern zwischen sie einsenkt. Die Radialschläuche stehen weiter auseinander als bei den Athecaten. Die sie trennenden interradiären Falten, die von der in der Mitte liegenden entodermalen Platte auf die Seitenwände führen, sind recht breit. Wie bei den Athecaten laufen diese Interradialfalten noch etwas an der Seitenwand der Knospe herab und begrenzen zwischen sich seichte Rinnen, in die sich das Lumen der darüberliegenden Radialschläuche fortsetzt.

Zwischen die Radialschläuche senkt sich vom Ectoderm der Kuppe der Glockenkern hinab. Wie bei den Athecaten stellt er eine polare Einwucherung des Epithels dar. Aber diese ist lange nicht so eng auf eine kleine apicale Zellenwucherung beschränkt, wie dies bei *Syncoryne*, *Cladocoryne* usw. der Fall ist. In viel weiterem Umfang strecken sich die Zellen der Knospenkuppe. Sie werden sehr hoch und teilen sich reichlich, so daß eine dicke Ectoderm-

platte an der Knospenspitze entsteht, deren Zellen nach innen zur Mitte der Knospenspitze hingeneigt sind. Einige Zellen bleiben bei den Teilungen, welche bei dieser Zellenwucherung stattfinden, an der Oberfläche, andere schieben sich von den Seiten her über den einsinkenden Zellen zusammen (Fig. 58). Auf dem Längsschnitt erscheint die Glockenkernanlage jetzt als linsenförmige Ectodermverdickung (*gl*). Querschnitte durch diese Stadien zeigen aber, daß die Einwucherung eine vierseitig abgeplattete Gestalt besitzt, da sie sich zwischen die 4 ziemlich weit auseinanderstehenden Radialschläuche hineinsenkt.

Die Gonophorenanlage nimmt nun an Umfang zu. Sie wird breiter, und die Radialschläuche verlängern sich. Die Glockenkernanlage trennt sich völlig von einer äußern Epithelschicht los. Diese zieht sich über die eingesunkene Zellenmasse zusammen: ihre erst platten Zellen gewinnen wieder gleiche Höhe wie das übrige Außenectoderm und scheiden eine basale Grenzlamelle ab (Fig. 59). Die eingesunkenen Zellen, deren Längsachsen von Anfang an nach der Mitte zu geneigt waren, schließen sich nun in radiärer Lage zusammen, und es tritt ein kleiner, spaltförmiger Hohlraum in ihrem Innern auf (Fig. 59). Es ist die Glockenhöhle. Wir sehen also den Vorgang der Glockenbildung hier in einer prinzipiell gleichen Weise vor sich gehen wie bei den Athecaten.

3. Die Radialschläuche umgreifen den Glockenkern zunächst etwas hakenförmig (Fig. 59), später werden sie durch seine weitere Ausdehnung nach außen gedrängt. Auch hier stellt wie bei den Athecatenmedusen das zwischen den Wurzeln der Radialschläuche liegende Entoderm die Spadixplatte (*sp*) dar. Hier wuchert das Entoderm und treibt einen Zapfen gegen das Ectoderm vor, der mit dem darüber liegenden Ectoderm der Glockenkernbasis das Manubrium bildet. Dieses verdrängt bald fast den ganzen Raum der Glockenhöhle.

Einen Querschnitt in diesem Stadium zeigt Fig. 60. Die Radialschläuche stehen weit auseinander. Zwischen ihnen reicht das Epithel des Glockenkerns zum Außenectoderm und liegt ihm in ziemlich breiten Streifen an. Der Glockenkern hat so auf dem Querschnitt etwa die Form eines Kreuzes, das beim Aufsteigen durch die ganze Schnittserie kleiner wird. Wie bei den Athecaten greifen auch basal die 4 Ecken der Glockenkernbasis („Subumbrellarzipfel“) durch die Interradialfalten hinab. Die Radialschläuche sind im Querschnitt elliptisch und wölben die Wand des Glockenkerns etwas nach innen. So hat der ganze Glockenkern in diesen Stadien eine durchaus ähn-

liche Gestalt wie in den Medusenknospen der Athecaten (vgl. Fig. 12, 15): seine Grundform ist eine abgestumpfte Pyramide. Ihre Seitenflächen sind etwas eingebogen, ihre Kanten sind abgestumpft durch die Abplattung am äußern Epithel. Die Basis des Pyramidenstumpfes ist nach oben gewölbt, in der Mitte als Manubriumepithel von dem Spadix vorgestülpt, in den Ecken als Subumbrellarzipfel durch die Interradialfalten hinabreichend.

In den folgenden Stadien plattet sich die Knospe distal stark ab. Die Decke der Glockenhöhle, die bei den Athecaten die Velarplatte bildet, wird dabei sehr gespannt. Dadurch wird das Außenectoderm und das distale Blatt des Glockenkerns verdünnt, und beide reißen in der Mitte ein. So wird bei *Obelia* im Gegensatz zu den Athecaten die Glockenhöhle sehr früh geöffnet, wobei das Velum verloren geht, ein Verhalten, das nicht allen Thecaphoren zukommt, sondern nur eine Eigentümlichkeit der *Obelia*-Medusen darstellt. Die Wand der Glockenhöhle, das nunmehrige Subumbrellarepithel, und das Außenectoderm verschmelzen dann am Glockenrande (vgl. GOETTE, fig. 357).

Die Bildung der einschichtigen Entoderm lamelle findet auf die von GOETTE beschriebene Weise statt. Bei dem weiten Abstand der Schläuche in allen frühen Stadien ist das Vorhandensein eines doppelwandigen Entodermbechers vollständig ausgeschlossen. Die Entoderm lamelle entsteht ganz wie bei den Athecaten. Die Kanten der Radialschläuche wuchern als einschichtige Platten zwischen Außenectoderm und Glockenkern hinein. Diese nähern sich immer mehr, bis sie interradianal verschmelzen. „Diese von Anfang an einschichtigen Verbindungsstreifen ziehen sich darauf zu den dünnen Umbrellarplatten zwischen den in den Radialen verbleibenden Radialkanälen aus. Die Bildung des Ringkanals erfolgt erst spät und anscheinend durch Spaltung im obern Rande der Umbrellarplatten“ (GOETTE, p. 235). Diese Ringkanalbildung ist beachtenswert. Bei den Athecaten verschmelzen die Radialkanäle mit einer soliden mehrschichtigen Zellenmasse, die den obern Rand der Subumbrellarplatten bildet und durch einen von einem Kanal zum andern ziehenden Spaltraum durchgängig wird (Fig. 18—20). Hier, wo die Radialschläuche weiter auseinanderstehen, verdickt sich der Rand der einschichtigen Umbrellarplatten durch eine Zellenwucherung und höhlt sich im ganzen Umfang von Radialschlauch zu Radialschlauch aus.

4. Durch die Glockenmündung tritt das breite Manubrium an die Außenwelt (Fig. 61). Allmählich wölbt es sich stark vor, während

die Medusenknospe sich immer mehr abplattet, indem sich die Umbrella mit den Radialschläuchen nach außen biegt, bis schließlich der ganze Schirm horizontal liegt, so daß sich später auf einem Querschnitt alle 4 Radialschläuche in einer Ebene treffen lassen.

Von der äußern Wand des Ringkanals wachsen gleichzeitig die zahlreichen (24) Tentakel aus. 4 stehen in den Radien, ohne daß aber die Enden der Radialschläuche zu Randwülsten angeschwollen wären, die bei *Obelia* vollständig fehlen. Auf die spezielle Ausbildung der *Obelia*-Medusen, die man von GOETTE behandelt findet (p. 236 ff.), gehe ich nicht weiter ein, ebensowenig auf die Frage nach dem Ursprung der Keimzellen, die bei der von mir untersuchten Art erst nach der Ablösung vom Stock zur Differenzierung kommen.

Im ganzen verläuft die Entwicklung der *Obelia*-Meduse bis zur Anlage der hauptsächlichen Medusenorgane durchaus ähnlich wie die Entwicklung von Medusenknospen der Athecaten. Wenn man andere Thecaphoren-Arten zum Vergleich heranzieht, ergibt sich, daß die Abänderungen, welche *Obelia* zeigt (frühe Öffnung und ontogenetische Rückbildung der Velaranlage, Fehlen der Randwülste, Vielzahl der Tentakel) Eigenheiten der Gattung *Obelia* sind, nicht aber die Leptomedusenentwicklung im allgemeinen charakterisieren.

Gonothyraea loveni ALLM.

Seit ALLMAN (1871—1872) wurden die Gonophoren von *Gonothyraea loveni* allgemein als typisches Beispiel einer sessilen Meduse angesehen. Die „Meconidien“ besitzen nach den übereinstimmenden Angaben der ältern Autoren eine Glocke, ein Manubrium, Radiärkanäle und Ringkanal; sie entwickeln am Glockenrande die Marginaltentakel echter Medusen und unterscheiden sich von ihnen im wesentlichen nur dadurch, daß sie am Gonangium haften bleiben, die Glockenmündung erst öffnen, nachdem die Sexualprodukte reif geworden sind, und die Eier in der Glockenhöhle befruchten und sich bis zur Planularlarve entwickeln lassen.

Die Entwicklung von *Gonothyraea* wurde zuerst von WEISMANN (1883) nach Totalpräparaten untersucht und dann von WULFERT (1902) nach Schnittbildern kurz beschrieben. GOETTE (1907) hat *Gonothyraea* ausführlich behandelt und gelangte zu völlig andern Resultaten als die vorangehenden Autoren.

Nach WEISMANN (1883, p. 131 ff.) bildet den Ausgangspunkt der Entwicklung der Organe des Gonophors die Bildung eines Glocken-

kerns, der sich an der Spitze der jungen Knospe in die Tiefe senkt. Er entsteht vor der Einwanderung der Keimzellen. Die Bildung der Entodermmlamelle läßt sich sehr schwer verfolgen, da sie sehr eingengt von den Keimzellen sich vollzieht. Später findet WEISMANN bei den Weibchen 4 Radiärkanäle, einen Ringkanal und zahlreiche, kontraktile Tentakel wohl entwickelt. Bei den Männchen fehlen die Radiärkanäle in der Regel, und auch die Randtentakel sind weit schwächer und ungleichmäßiger entwickelt; selten finden sich mehr als 4, manchmal nur 1, ja selbst gar keiner. Über die Art und Weise, wie sich die entodermalen Organe entwickeln, konnte WEISMANN, da er die Schnittmethode noch nicht anwendete, keine nähern Einzelheiten finden.

Nach WULFERT (1902, p. 299 ff.) treibt die Einwucherung des Glockenkerns das Entoderm ein und gibt zu einer Entodermduplikatur Anlaß. Damit soll „die erste Anlage der Radiärgefäße und der beiden Schichten der Entodermmlamelle hergestellt sein“. Später „verschmelzen die beiden Schichten der Entodermmlamelle zu einem einschichtigen Blatte, nur dort, wo die Radiärgefäße verlaufen, bleiben sie zweischichtig“. In spätern Stadien findet WULFERT im Gegensatz zu WEISMANN bei männlichen und weiblichen Meconidien die Radiärgefäße.

GOETTE (1907, p. 210 ff.) kommt über die Entwicklung der Organe der Meconidien zu vollständig andern Resultaten als WEISMANN und WULFERT. Die zwischen Glockenkern und Außenectoderm sich ausbreitende Schicht („Entodermmlamelle“ aut.) ist nach GOETTE nie zweischichtig, sondern stets einschichtig und enthält niemals irgend etwas den Radialkanälen ähnliches; und ferner bestreitet er ihren Zusammenhang mit dem Entodermrande. Diese Zwischenschicht, die später am obern Rande einen Ringkanal erhält und die Grundlage der Tentakel bildet, von GOETTE als „Tentakelplatte“ bezeichnet, stammt nach seinen Angaben vom Ectoderm ab. „Am größten ist die Übereinstimmung mit dem Innenectoderm von *Clava*, denn auch bei *Gonothyraea* löst sich eine äquatoriale einschichtige Zone neben dem Rande des linsenförmigen Innenectoderms vom Ectoderm ab und breitet sich pari passu mit jenem auf dessen Außenseite abwärts aus“ (p. 216). Die Zwischenschicht von *Gonothyraea* setzt also GOETTE der „Kappe“ von *Clava* homolog, die ja ebenso entstehen soll. Daß diese Schilderung jedenfalls für *Cl. squamata* nicht zutrifft, habe ich oben ausführlich gezeigt.

Die Entwicklungsgeschichte von *Gonothyraea* ist für die phylo-

genetische Stellung der Gonophorenformen zueinander sicher von großem Interesse. Ich gehe daher ausführlich auf diese Form ein, zumal ich zu ganz andern Ergebnissen schon über die Entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen gekommen bin als GOETTE und auch ebensowenig WULFERT's Schilderung zustimmen kann.

Material von *Gonothyraca* erhielt ich in reichem Maße von Neapel, Marseille und Bergen. In untergeordneten Punkten unterschieden sich die Kolonien verschiedener Provenienz voneinander. Vor allem schwankte die Anzahl der Gonophoren in einem Gonangium sehr. Ich fand sie bei meinen Exemplaren von Marseille weit höher (7–9) als bei denen von Neapel und Bergen. In den Gonangien der letztern, die ich vorwiegend benutzte, kamen im Durchschnitt 4–6 Meconidien zur Ausbildung. Männliche und weibliche Stöcke von gleicher Herkunft verhielten sich im allgemeinen darin gleich. Die Ausbildung der einzelnen Sexualknospen wird durch die Zahl auch etwas beeinflusst. In den Gonangien der norwegischen Stöcke liegen die Knospen so weit auseinander, daß sie zu voller Entfaltung reichlich Platz finden. An den eng zusammengedrängten Gonophoren der Marseiller Blastostyle läßt sich die Entwicklung nur viel schwieriger verfolgen: die Blätter werden viel enger zusammengepreßt, die Knospen liegen so dicht, daß sie sich gegeneinander abplatteten. Da die Entwicklung der weiblichen und der männlichen Gonophoren in manchen Punkten verschieden ist, behandle ich sie getrennt.

Entwicklung der weiblichen Gonophoren.

Die Gonangien entstehen als Sekundärknospen einzeln oder in geringer Zahl an dem freien Stielabschnitt der Primärpolypen der Kolonie, meist ziemlich nahe der Ursprungsstelle der Primärknospe. Sie bilden zunächst einen geringelten Stielabschnitt, wachsen dann keulenförmig vor und platten sich am Ende ab. Sie ähneln in diesen Stadien denen von *Obelia* sehr. Am Blastostyl sondert sich die Endplatte nun durch eine Einschnürung ab, und wie bei *Obelia* entsteht sofort unmittelbar unter ihr die erste Knospe. Die basalen Teile des Blastostyls strecken sich noch weiter, und der Rand der Endplatte setzt nach oben die Gonothea fort. Im Gegensatz zu *Obelia*, wo rings um das Blastostyl Knospen stehen, sind sie bei *Gonothyraca* nur auf einer Seite desselben angeordnet, wo sie in 1–2 Reihen nach unten fortschreitend vorknospen.

Während die Gonangienanlage vorwächst, gelangen aus dem

Stielabschnitt des Sympodialhydranthen, der die Gonangienknospe hervorbringt, Eizellen in sie hinein. Im Blastostyl rücken sie aufwärts und treten dann in die sich vorwölbenden Gonophorenknospen ein. GOETTE sagt darüber gegenüber WEISMANN: „Wo eine Einwanderung von Eizellen in die Knospen nachweisbar ist, gelangen sie durchaus passiv dorthin und behalten dabei ihre ursprüngliche Lage in den tiefen Buchten des Entoderms“ (p. 214). Die selbständige Fortbewegung schon ziemlich herangewachsener Eizellen bestreitet GOETTE und nimmt ihr Einrücken in ihre definitive Lage durch eine reine Wachstumsverschiebung des Epithels an, in dem sie an derselben Stelle liegen bleiben. Nur für die in den Stielteilen des Stockes liegenden Eizellen, welche noch kleiner und mehr oder weniger abgeflacht sind, gibt GOETTE wenigstens die Möglichkeit aktiver Wanderung zu. Hier muß man sie als durchaus sicher annehmen, denn zu der Zeit der Gonangienknospung an den freien Stielteilen der Primärpolypen befindet sich die größte Zahl von Eizellen in den internodialen Teilen des Sympodiums, wo überhaupt niemals Gonangienknospen sich vorwölben. Aber auch für die Ortsveränderung der Eizellen in den Gonangien kann ich GOETTE's Ansicht nicht zustimmen. Einmal ist die Größe der Eizellen, die in der Wand der Blastostyle sich finden, äußerst verschieden. In dieser Beziehung wechselt das Verhalten verschiedener Stöcke sehr. Ich habe Stöcke von Marseille, in deren Blastostylen lediglich Eier von so geringer Größe und Ausbildung vorkommen, wie sie auch im Cönosarc vorhanden sind. Ihr eigentliches Wachstum setzt erst in den Gonophorenknospen ein, wenn sie sich an Ort und Stelle gelagert haben. Ihre unregelmäßige und häufig gestreckte Gestalt verrät deutlich, daß sie wie die Keimzellen im Cönosarc unter dem Entoderm auf der Stützlammelle sich verschieben. Ferner ist der Zeitpunkt, in dem die Eier in die Gonangienknospen wie in die Gonophorenknospen einrücken, sehr verschieden. Auch GOETTE fand „jüngste buckelförmige Knospenanlagen, die weder in ihrem Innern, noch unter ihrer Basis Eizellen erkennen lassen, so daß die Wachstumsbewegung der Gonanthenwand für den nachträglichen Import von Eizellen in solche Knospen nicht in Frage käme“. Solche Bilder sah ich aber nicht nur ausnahmsweise, sondern recht häufig, und zwar in Fällen, welche gar keinen Anlaß gaben, die Bildung von sterilen Gonangien oder einzelnen sterilen Gonophoren anzunehmen. Textfig. Ma stammt von einem norwegischen Stock, an dem schon mehrere Gonangien ausgebildet sind, in denen kein einziges steriles Gonophor vorhanden ist. Alle ältern Meconidien

enthalten 1—3, in der Mehrzahl der Fälle 2 Eier resp. Embryonen. In den jungen Gonangien findet man mehrfach Gonophorenknospen die schon erheblich fortgeschritten sind, während Eier noch gar nicht in ihnen liegen. In dem Gonangium der Textfig. Ma sind nur

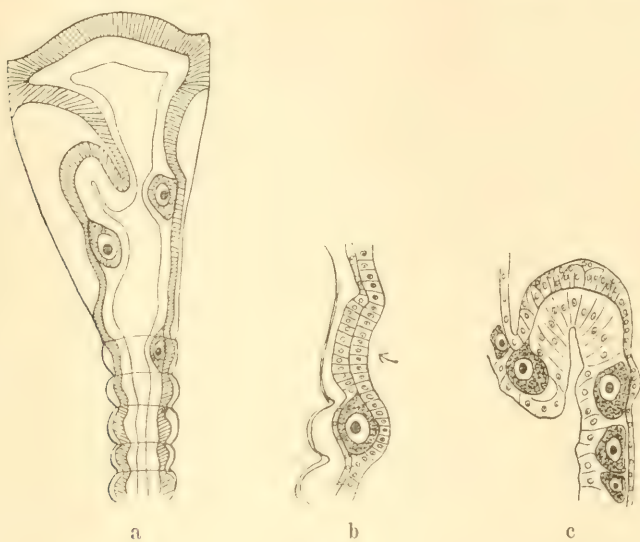


Fig. M.

Gonothyracea loveni.

a junges Gonangium mit 3 Eiern und einer jungen Gonophorknospe, die noch kein Ei enthält; ein solches liegt an der Basis, um einzuwandern. b jüngste Knospenanlage. c ältere Knospe, in der Wand des Blastostyls zahlreiche Eier.

3 Eier vorhanden. Das eine nur liegt der Basis der ersten Knospe nahe und könnte möglicherweise noch passiv in den Bereich der Knospe durch eine Wachstumsverschiebung mit hineingezogen werden, obgleich es nicht wahrscheinlich erscheint, daß diese Verschiebungen so stark sind, daß das Zellenmaterial der Knospenbasis schließlich an die Knospenspitze rückt. Wenn aber eine weitere Einwanderung und aktive Ortsveränderung von Eiern in der Gonangienanlage nicht stattfände, so könnte darin nur noch ein fertiles Gonophor unter Ausnützung der tiefer liegenden Eizelle gebildet werden. Das ist aber nicht wahrscheinlich, da alle weiter fortentwickelten Gonangien desselben Stockes 4 fertile Knospen bergen. Wenn tatsächlich durch reine Wachstumsverschiebung der sich vorwölbenden Blätter die Eier in ihre definitive Lage kämen, so müßte

man sie auf gleichen Stadien doch immer etwa gleich weit vorgeückt finden. Das ist aber nicht der Fall, wie auch die Figg. 62 bis 65 beweisen. Außerdem ist die Eizahl im Gonophor, die zwar bei verschiedenen Stöcken wechselt, in einer Kolonie annähernd konstant. Es ist nun nicht einzusehen, wie stets gerade die gleiche durchschnittliche Zahl Eier in die Lage gelangen sollten, daß sie durch das Vorwachsen der Knospe an die Spitze hinaufgehoben werden, zumal da die Knospen nur auf einer Seite des Blastostyls entstehen, die Eizellen aber auf allen Seiten desselben gefunden werden. Bei den Marseiller Kolonien fand ich häufig sehr viele Eizellen verschiedener Größe in der Blastostylwand, weit mehr als selbst bei der Bildung der Maximalzahl von Meconidien verwendet werden könnten; und doch findet man in allen heranwachsenden und fertigen Meconidien desselben Stockes nur je 2 Eier, die allerjüngsten Gonophorenknospen enthalten jedoch fast stets noch kein Ei. Hier kann also nur Einwandern von je 2 Eiern in jede Gonophorenknospe nach ihrem Vorwachsen eintreten. Schließlich ist auch die Form und das Aussehen schon recht herangewachsener Eier keineswegs immer so, daß daraus auf eine absolute Passivität geschlossen werden müßte. Vielfach zeigen auch schon sehr große Eier noch eine unregelmäßige oder gestreckte Form, welche darauf hinweist, daß das Plasma fixiert wurde, während es im Begriffe war, unter dem Epithel vorwärts zu gleiten.

Ich komme daher in bezug auf die weiblichen Keimzellen zu folgendem Resultat. Die Eizellen differenzieren sich im Entoderm der internodialen Glieder der Stockpersonen, wohin sie eventuell aus dem Ectoderm eingewandert sind (WULFERT). Sie wandern distalwärts und wachsen dabei in ungleichmäßiger Weise heran. Nach Zahl und Größe bei verschiedenen Stöcken stark differierend, treten sie in die Gonangienknospen ein. Zum Teil werden sie beim Beginn der Auswölbung von dem vorwuchernden Entoderm passiv mitgenommen, zum Teil wandern sie aktiv (zu verschiedener Zeit) unter dem Entoderm auf der Stützlamelle ein. Bei manchen Stöcken sind sie im Blastostyl in solcher Menge vorhanden, daß sie lange nicht alle verbraucht werden können, bei andern entspricht die Zahl der einwandernden Eier gerade oder annähernd der Zahl der in den Meconidien heranwachsenden. Die Gonophorenknospen enthalten manchmal schon von Anfang an Eizellen, wenn nämlich solche schon an dem Ort sich gelagert hatten, wo sich die Knospe auswölbt, oder im Beginn der Ausstülpung zuwandern (Textfig. Mb). Sonst rücken

sie aktiv erst in vorgeschrittenere Knospenstadien ein (Textfig. Mc, Fig. 62). Die Größe der einwandernden Eier ist sehr verschieden, so daß in einige Gonophorenknospen schon sehr große Eier gelangen (Fig. 63, 65), während in andere noch sehr kleine Eier eintreten, um erst an der Gonophorenspitze (der Reifungsstätte) heranzuwachsen. Das Einwandern der Eizellen geschieht demnach zu kleinerm Teil passiv durch Wachstumsverschiebungen der sie enthaltenden Blätter, zum größern durch aktive Bewegung der Eizellen.

Die Gonophorenknospung beginnt wie bei *Obelia* mit einer Verdickung des Ectoderms (Textfig. Mb), der eine Aussackung der Wand folgt (Textfig. Ma, c). Zunächst wird nun die Kuppe und dann der ganze Umfang der Knospe mehrschichtig, und es blättert von der Oberfläche eine platte Mantelschicht wie bei *Obelia* ab (Fig. 62 ff. m). Dann beginnt die Bildung eines Innenectoderms. Die Zellen der Knospenkuppe strecken sich, und es kommt eine starke Ectodermverdickung zustande (Fig. 62). Die cylindrischen Zellen vermehren sich, und da die Oberfläche der Knospe sich nicht vergrößert, rücken sie nach innen. Dadurch kommt eine radiäre Stellung der Zellen zustande, die sich mit ihren verjüngten distalen Enden immer mehr von der Oberfläche zurückziehen. Einige der durch die vielen Teilungen entstandenen Zellen bleiben auf der Oberfläche: von den Seiten zieht sich das platte Epithel über den eingesunkenen Zellen zusammen, und schließlich scheidet sich ein Deckepithel völlig von der Anlage des Innenectoderms. Also auch hier liegt eine polare Einwucherung vor, die mit der Glockenkernbildung von *Obelia* genau übereinstimmt. Wie dort schließen sich auch hier die Zellen der Glockenanlage distal zusammen, und es entsteht zwischen ihnen ein Spaltraum, die Glockenhöhle. Die halbkuglige Zellenwucherung treibt zuerst die Entodermkuppe stark ein (Fig. 62). Hat sich das Innenectoderm in ein hohles Säckchen umgewandelt, das rings von einem einfachen, ziemlich hohen Epithel umkleidet ist, so plattet es sich ab, und auch die Entodermkuppe nimmt wieder eine flache Form an (Fig. 63).

Die Beobachtung der folgenden Bildungsprozesse wird häufig dadurch sehr erschwert, daß schon früh große Eizellen an der Knospenspitze liegen oder eben dahin gelangen. Dadurch werden die an der Spitze entstehenden Organanlagen stark zusammengepreßt. Viel übersichtlicher sind die Bildungsprozesse in den Knospen, in welchen die Eier die Spitze noch nicht erreicht haben, sondern sich

erst in den basalen Teilen der Knospe befinden. In der großen Zahl von Serien, die ich herstellte, fand ich genug solcher Knospen, die ein ganz klares Bild von der Gonophorenentwicklung geben. Indessen ist es an gut gelungenen Schnittserien, die die Knospen richtig quer oder längs treffen, auch durchaus möglich in Knospen, die schon sehr große Eier enthalten, die gleichen Entwicklungsprozesse zu verfolgen.

Sobald das Gonophor etwas herangewachsen ist, beginnt die Bildung der Zwischenlamelle (Tentakelplatte GOETTE's). Ein Auftreten einer zweischichtigen, hohlen Entoderm-lamelle mit der darauffolgenden Bildung von Radialkanälen und interradianalen Verschmelzungstreifen habe ich nie gesehen. Ein derartiger Vorgang ist bei allen mir vorliegenden Exemplaren von *Gonothyræa* ganz ausgeschlossen. Auch an den fertigen Meconidien männlichen wie weiblichen Geschlechts fand ich niemals Radiärkanäle.

Der Außenrand des gastraln Entoderms ist etwas aufgewölbt und greift zwischen Glockenkern und Außenectoderm hinein. Die Zellen der äußern Entodermkante sind etwas dunkler und kleiner als die übrigen Gastralzellen und sind mehrschichtig angeordnet (Fig. 63). Über ihnen treten nun zwischen dem Glockenhöhlenepithel und dem Außenectoderm rings im Umkreis des Gonophors Zellen auf, dicht eingepreßt zwischen die beiden ectodermalen Schichten.¹⁾ Eine Abspaltung dieser Zellen vom Ectoderm, wie sie GOETTE annimmt, erscheint ganz unmöglich. Das Außenectoderm und das Glockenkernepithel sind beide einschichtig. Stützlamellen sind als sehr feine Basallamellen sichtbar. Eine Unterscheidung der Zellen der Zwischenschicht von dem Außenectoderm und Innenectoderm ist immer leicht. Mit dem Rande des Entoderms aber hängen sie eng zusammen; auch Mitosen finden sich dort, die auf eine Wucherung in diesen Gebieten hinweisen. Ein schon etwas älteres Stadium zeigt Fig. 64. Diese Bilder, welche ich in vielen Schnittserien ganz übereinstimmend fand, lassen keinen Zweifel darüber, daß die Zwischenschicht nichts mit dem Ectoderm zu tun hat, sondern von dem äußern Entoderm-rande vorwuchert, genau wie dies für *Cladocoryne* (Fig. 28—30) und für *Clava squamata* (Fig. 43—45, 50—52) nachgewiesen wurde.

1) Lücken und Spalten zwischen den Blättern der Knospe, wie sie GOETTE in seinen figg. 30, 31 etc. zeichnet, sah ich nie bei gut fixierten Exemplaren.

Wir haben es hier wie dort mit einer einschichtigen Entoderm-lamelle zu tun. Ringsum schiebt sie sich zwischen das Innenectoderm, dessen Zellen sich schon etwas abgeplattet haben, und das Außenepithel vor. Ihre proximalen Zellen stehen mit dem gastraln Entoderm in kontinuierlichem Zusammenhang. Nicht nur daß niemals eine Stützlamele die beiden Zellenkomplexe trennt, die Zellen der Kante des gastraln Entoderms setzen sich gerade an die untersten der Entoderm-lamelle an. Das histologische Bild, das die Entodermzellen des Gastralepithels im Gegensatz zu denen des Außenectoderms und des Glockenkerns bieten, stimmt durchaus mit der Struktur der Zellen der Zwischenlamelle überein. In beiden finden sich häufig Mitosen, besonders in der Region, wo Entoderm-lamelle und gastrales Entoderm zusammenstoßen. Die Art, wie die Entoderm-lamelle vorwuchert, ist durchaus gleich wie die Bildung der einschichtigen Entodermplatten der Medusenumbrella von den Kanten der Radial-schläuche aus (vgl. Fig. 64 u. Fig. 16, 17).

Der Glockenkern ist ein ziemlich flacher Sack über der Kuppe des gastraln Entoderms, die sich etwas gegen ihn vorgewölbt hat (Fig. 64). Das Epithel, das die Glockenhöhle umgibt, ist niedriger geworden. In den darauffolgenden Stadien findet man fast immer die Eier schon am Glockenkern angelagert oder mindestens im Begriff, an ihn heranzutreten. Fig. 65 stellt eine solche Gonophorenknospe dar. Hier kann kein Zweifel sein, daß das Ei links tatsächlich eben im Begriffe war, sich von dem Ectoderm der Gonophorenwand, der es noch mit der Hauptmasse seines Plasmas anliegt, an den Glockenkern zu begeben, wohin es schon mit einem breiten Fortsatz reicht. Auch das Ei auf der andern Seite liegt zum Teil noch am Außenectoderm, zum Teil schon am Glockenkern. Bei dieser Lagerung ist es natürlich, daß die Zwischenlamelle auf diesem Längsdurchschnitt vom gastraln Entoderm getrennt ist. Es ist richtig, daß sie „im Bereich der Eizellen um die ganze Höhe vom Entoderm-rande absteht“ (GOETTE, p. 217). Aber auf Schnitten durch gleichalte Gonophoren mit gleichgelagerten Eizellen, die zur Ebene des vorliegenden Schnittes senkrecht stehen, trifft man genau dasselbe Verhalten, wie es auf Fig. 64 zum Ausdruck kommt: das gastrale Entoderm geht an der äußern Kante kontinuierlich in die Entoderm-lamelle über. Einen solchen Schnitt stellt Fig. 66 dar. Er ist zwischen den beiden Eiern hindurchgegangen, das eine eben noch tangierend. Er zeigt deutlich die Kontinuität der entodermalen An-

lagen. Es fragt sich nun, wie es geschehen kann, daß die Eier zwischen dem gastraln Entoderm und der von ihm vorwachsenden Platte liegen, daß sie gleichsam durch das Entoderm selbst hindurchziehen. Wenn die Eier vor oder während des Beginns der Vorwucherung der Entodermkante an den Glockenkern rücken, wie dies bei *Clava* der Regel nach geschieht, kann auch wie dort die Kontinuität der Zwischenlamelle im ganzen Umfang des Gonophors dadurch zustande kommen, daß die vorwuchernden Zellen sich über der Eizelle von beiden Seiten her zusammenschließen. Das kann aber nicht die einzige Möglichkeit sein, die zu einem solchen Bilde führt. In einem Gonophor, wie es das Schnittbild Fig. 64 veranschaulicht, ist die Entoderm-lamelle schon ein gutes Stück weit vorgewachsen, während die Eier noch unterhalb des Randes des gastraln Entoderms an der Außenwand liegen. Wenn sie also überhaupt noch an den Glockenkern gelangen, so müssen sie die Entoderm-lamelle durchbrechen; sie müssen von der Stützlamelle, die das Entoderm auf der einen Seite begrenzt, zwischen den Entodermzellen hindurch, nach der Stützlamelle gelangen, die das Entoderm auf der andern Seite von dem Innenectoderm scheidet. Knospen, wie sie in Fig. 64 u. 65 dargestellt sind, die aus ganz verschiedenen Stücken stammen, beweisen wohl sicher, daß dieser Prozeß tatsächlich vorkommt und nicht einmal ganz selten ist; denn Gonophorenknospen, in denen die Eizellen erst in basalen Stielteilen liegen, während die Organanlagen der Spitze sich schon entfalten (wie Fig. 63, 64), traf ich öfters an und zwar in Stücken, in denen alle ältern Gonophoren normal entwickelt waren und kein einziges steriles Meconidium vorhanden war. Wir haben hier einen deutlichen Beweis dafür, daß auch recht große Eizellen noch zur aktiven Wanderung befähigt sind. Eine Wachstumsverschiebung der ganzen Blätter kann hier die Eizellen nicht befördern, da eine Verschiebung des entodermalen Zellenmaterials in weitem Umfang durch die von der Kante ausgehende Entoderm-lamelle schon ausgeschlossen ist.

Die Ausbildung des Glockenkerns wird etwas beeinflusst durch die Größe der Eier in diesem Stadium. Wie stark diese schwankt, zeigt ein Blick auf Fig. 65 u. 68. Wenn die Eier schon sehr groß sind, werden das proximale und das distale Blatt des Innenectoderms dicht aufeinander gepreßt, so daß ein Hohlraum nicht zwischen ihnen bleibt (Fig. 65). Wenn jedoch die Eier noch kleiner sind, so sehen wir auf diesen wie auf den folgenden Stadien eine deutliche spaltförmige Glockenhöhle (Fig. 66, 67, 68 *glh*). Das distale Blatt des

Innenectoderms bleibt am Knospenpol stets am Außenectoderm liegen, mit diesem wie bei *Cladocoryne* und *Clava* eine Mündungsplatte bildend. Bis zu ihr reicht die Entodermmlamelle hinauf. Diese hebt sich jetzt ebenso deutlich wie früher durch cuticulare Grenzlamellen und die histologische Struktur ihrer Zellen von den ectodermalen Epithelien ab.

Die Gonophoren, die während der letzten Bildungsvorgänge nur wenig an Größe zugenommen haben, beginnen nun stark zu wachsen (daher wurde der Maßstab der Vergrößerung in den folgenden Figuren fortschreitend reduziert). Zunächst wächst die untere Partie des Gonophors sehr erheblich, so daß ein weiter Sack mit großem Gastrallumen entsteht (Fig. 67, 68). Nur die Basalregion, mit der die Gonophorenknospe am Blastostyl ansitzt, erweitert sich nicht, sondern zieht sich allmählich ein, so daß in den spätern Stadien ein kurzer dünner Stiel vorhanden ist. Die Eier sind nun unter das Innenectoderm gelangt, sofern es sich nicht um dauernd sterile Gonophoren handelt, die ausnahmsweise einzeln oder massenhaft an einem Stock vorkommen. Die Glockenkernanlage wächst zunächst langsamer und sitzt dem ganzen Gonophor als Kappe auf, die sich mit zunehmender Größe des ganzen Gonophors flach auf der Kuppe ausdehnt. Die Entodermmlamelle wird dünner; ihre hellen Zellen hängen noch immer proximal mit dem gastraln Entoderm zusammen. Doch beginnt sich in diesen Stadien eine Stützlamelle zu bilden, welche die Zellen des Gastralepithels basal begrenzt und von der Zwischenlamelle trennt, wie sich auch in den Polypenknospen später die entodermalen Tentakelachsen von dem Mutterboden, von dem sie vorgewuchert sind, durch eine cuticulare Schicht scheiden. Eine solche Grenzlamelle wird nun auch da ausgeschieden, wo die Eier an Entodermzellen anstoßen, so daß diese jetzt definitiv aus dem entodermalen Verbande heraustreten. Am distalen Pol verdickt sich rings um die Mündungsplatte der Rand der Entodermmlamelle zu einem Ringwulst.

Die weitere Ausgestaltung der innerhalb des Ansatzkreises der Entodermmlamelle gelegenen Entodermkuppe ist von der Zahl und Lage der Eizellen abhängig. Die Eizahl schwankt sehr stark bei verschiedenen Stücken, ist aber in den Gonophoren eines Stockes ziemlich konstant. WEIS-MANN fand in der Regel 3, selten 4 oder 5 Eier in einem Gonophor. Dasselbe fand ich in vielen Kolonien aus Neapel und Marseille. Meine Stöcke aus Bergen enthielten in großer Mehrzahl je 2 Eier

in einem Gonophor, 3 kamen nicht selten, mehr jedoch nur ganz ausnahmsweise vor.

Stets rücken die Eier vom äußern Rande auf die Entodermkuppe hinauf. Sie drücken dabei, wie auf ihrem vorher zurückgelegten Wege auch hier je nach der Größe, die sie im Augenblick des Einwanderns besitzen, mehr oder weniger tiefe Nischen in das Entoderm (Fig. 67, 64). Da die Eier immer von entgegengesetzten Seiten einrücken, fassen sie die Mitte der Entodermkuppe als breite Falte, wenn es nur 2 Eier sind, als allseits eingedrückten Schlauch, wenn ihre Zahl größer ist, zwischen sich. Ähnlich wie bei *Clava* wächst nun die innerhalb der Entoderm lamelle gelegene Entodermkuppe gegen das distale Ende, gegen den Glockenkern zu, aus. Während jedoch dort die Entodermkuppe in einem einzigen Entodermschlauch aufgeht, werden hier mehrere zylindrische oder lappige Schläuche getrieben. Ich beschreibe ihr Vorwachsen zunächst für die zahlreichsten Fälle meines Materials, in denen 2 Eier im Gonophor reifen. Hier ist die Bildung ziemlich regelmäßig. Fast immer wird ein zentraler Schlauch zwischen die beiden Eier hinaufgesandt (Fig. 68 *ms*). Außerdem wölbt sich das Entoderm seitlich (entsprechend den Pfeilen *ss* in Fig. 68) in 2 meist breite Schläuche vor. Diese umgreifen die Eier ein Stück weit von unten her (Fig. 69). Die Buchten zwischen den Entodermvorwölbungen senken sich mit den mächtig heranwachsenden Eiern immer tiefer ein. Dadurch wird die Gastralhöhle, die anfänglich sehr weit war, mehr und mehr verengert (Fig. 68, 69 *gh*).

Sind 3 oder mehr Eier vorhanden, so sind die Vorstülpungen des Entoderms unregelmäßiger. Weder nach Zahl noch nach Richtung bestimmt wachsen sie, je nach Größe und Lagerung der Eizellen, zwischen diese vor, sich gegenseitig abplattend. Meist nimmt ein Schlauch eine zentrale Lage ein, während die andern sich auf die Peripherie verteilen (vgl. GOETTE, fig. 34–36). Häufig werden aber auch alle Schläuche von den Eiern nach außen gedrängt, was auch beim Vorhandensein von nur 2 Eiern nicht selten ist (Fig. 72). In den sterilen Knospen entsteht nur ein einziger, ziemlich breiter zentraler Entodermzapfen, dessen Form ganz *Cladocoryne* entspricht. Dadurch wird bewiesen, daß so wie die von den Eiern verursachten Nischen auch die unregelmäßigen Vorwölbungen und Verästlungen des zentralen Entoderms sekundäre Bildungen sind, die im Anschluß an die Eier und ihre Ernährung entstehen.

Während sich die wachsenden Eier und die sie tragenden und

umgreifenden Entodermteile vordrängen, wächst die distale Partie des Gonophors stark. Der Glockenkern war bisher nur ein flacher Sack, der der Gonophorenkuppe auflag (Fig. 65—68). Jetzt dehnt er sich im selben Maße, in dem sich die mittlern Teile gegen ihn vorwölben. Die gleiche Dehnung erfährt auch die Entoderm lamelle, welche zwar erheblich verdünnt wurde, aber eingefast von 2 scharfen Stützlammellen, zwischen Außenectoderm und äußerem Glockenhöhlenepithel, mit ihren Kernen deutlich zu sehen ist.

So kommt eine glockenförmige Knospe zustande, die, abgesehen von der geringern Weite der Glockenhöhle, auf diesem Stadium dem Gonophor von *Cladocoryne* sehr ähnlich ist (vgl. Fig. 69 u. Fig. 32). Die „Glocke“, die Wand der Gonophorenhöhle, besteht bei *Gonothyraea* wie bei *Cladocoryne* aus äußerem Innenectodermepithel, Entoderm lamelle und Außenectoderm. Distal berühren sich die beiden Ectodermblätter in einer Öffnungsplatte. Ein wesentlicher Unterschied der Anfangsstadien der Ontogenese der beiden Formen ist dadurch bedingt, daß der Glockenkern bei *Cladocoryne* viel früher schon stark wächst und eine geräumige Höhle erhält, in die ein Magenstiel hineinwächst. Hier bleibt der Glockenkern ein flacher Sack, und die ganze Glocke weitet sich erst mit der Vorstülpung des zentralen Entoderms und der Vergrößerung der Eier um diese in der Mitte vorwachsenden Teile.

Die Glockenhöhle reicht jetzt mit ihrer platten Epithelbekleidung über Eier und Entodermvorwölbungen hinab zu der Region, wo ringsum die Entoderm lamelle an dem gastralen Entoderm ansitzt (im Gegensatz zu *Clava squamata*, wo die mächtig wachsenden Eier und der sich einfach vorwölbende Entodermschlauch die klein bleibende Glockenhöhle ganz vom Ursprungsort der Entoderm lamelle abdrängen).

Die Eier liegen nun zwischen Ectoderm und Entoderm, von beiden durch Grenzlamellen geschieden. Wenn die Eier sich stark über das Entoderm hinauswölben, so sieht man das niedere basale Glockenkernepithel, das sie überzieht, manchmal etwas in die Spalten zwischen Eiern und Entoderm lappen hineinreichen, ohne daß sie aber jemals die Keimzellen völlig umspinnen. Das Ei plasma, das bisher fein granuliert war, beginnt nun große Dotterschollen abzuscheiden. Das mächtige Heranwachsen der Keimzellen verdrängt allmählich das Lumen der Glockenhöhle.

Am distalen Ende des Gonophors vollziehen sich nun wichtige

Veränderungen. Der schon in den vorhergehenden Stadien (Fig. 69 *rit*) zu einem Ringwulst verdickte Rand der Entodermmlamelle höhlt sich aus. So kommt der Ringkanal zustande. Etwa gleichzeitig beginnt die Tentakelbildung. Sie vollzieht sich ganz ähnlich wie bei den Polypen (KÜHN, 1909) und bei den Medusen von *Podocoryne* oder *Obelia*. Bevor sich am Ectoderm eine Veränderung wahrnehmen läßt, legen sich entodermale Tentakelknospen an. In dem Ringwulst des Randes der Entodermmlamelle zeichnet sich ringsum ein Kranz von peripheren Zellen durch dichtere Beschaffenheit des Plasmas aus. Sie werden größer und teilen sich und liefern so Kegel entodermaler Zellen, die in das Ectoderm hineinwachsen, dieses vor sich her wölbend (Fig. 70). So kommt die Entodermachse der Tentakel zustande, in der sich auch die bekannte geldrollenartige Lagerung der Zellen herstellt. Das distale Glockenhöhlenepithel und das polare Außenectoderm sind zu einer soliden Gewebslage verwachsen (Fig. 70). Sie höhlt sich später in der Längsachse des Gonophors aus und bildet so die Glockenöffnung (Fig. 71). Die hohen Zellen, die sie umsäumen, entwickeln eine Ringmuskulatur, die WULFERT nachgewiesen hat. Sie ermöglicht Öffnung und Verschuß der Glockenmündung.

Fig. 71 zeigt ein völlig ausgebildetes weibliches Gonophor kurz vor dem Austritt aus dem Gonangium. Die 2 Eier sind in die Reifungsphase eingetreten. Ihre Kerne, welche in dem vorliegenden Schnitt nicht getroffen sind, sind an die Oberfläche gerückt, und der eine ist schon in Vorbereitung zur ersten Reifungsteilung. Die Tentakel, deren Zahl bei den weiblichen Meconidien meines Materials von ca. 8—16 schwankt, und der Ringkanal sind voll ausgebildet. Das Glockenhöhlenepithel ist als dünne Schicht zwischen den Eiern und der Entodermmlamelle zu erkennen und zieht auch nach unten bis zu ihrem Ansatz hinab. Die Entodermmlamelle selbst ist immer noch deutlich zu erkennen, besonders heben sich bei entsprechender Färbung die Stützlamellen deutlich heraus, die sie ringsum einsäumen. Der alle Knospen umhüllende Mantel ist bereits verschwunden.

Wenn die obersten Gonophoren in diesem Reifestadium sind, wird der Deckel der Gonothea durchgerissen, die Endplatte des Blastostyls hebt sich auf der einen Seite, auf der die Knospen sitzen, völlig vom Periderm ab, während sie an der gegenüberliegenden Seite an der Theca haften bleibt. Nun strecken sich die basalen Teile des Blastostyls, und die Gonophoren werden dadurch zur Gono-

theckenmündung hinaufgehoben. Sukzessive treten die Meconidien durch diese hinaus und ragen an ihren dünnen Stielen, die sich unterdessen verlängert haben, frei ins Wasser. Der Teil des Blastostyls, von dem die Knospen entsprungen sind, schrumpft zusammen, so daß sie schließlich alle dicht nebeneinander in einem Büschel auf den Überresten der Endplatte sitzen, zum Teil schon entleert, zum Teil mit eben befruchteten Eiern und dazwischen andere mit Furchungsstadien und jungen Planularlarven. Sobald die Eier reif sind, zerreißt das sie überziehende Glockenhölenepithel, und sie kommen in die Glockenhöhle zu liegen. Nun beginnt die Rückbildung des zentralen Entoderms. Seine Vorwölbungen fallen zusammen und schrumpfen ein. Zuletzt ist nur noch ein formloser Rest von degenerierten Zellen am Boden der Glocke übrig. Die Glockenhöhle hat sich durch den Schwund des Entodermschlauchs sehr erweitert. Sie wird allseits von dem Innenectoderm ausgekleidet, das nun wieder höher geworden ist: auf dem Boden der Glockenhöhle ist es meistens gefaltet, da es sich nun auf den engen Raum zusammenschiebt, während es früher die Eier und die Entodermvorwölbungen überzogen hat.

Die weiblichen Gonophoren von *Gonothyraca* seien hier schon kurz mit den andern Hydroidengonophoren verglichen. Was die Tatsachen ihrer Entwicklungsgeschichte angeht, so habe ich gegenüber WULFERT festzustellen, daß die einschichtige Zwischenlamelle, die in den mir vorliegenden Fällen niemals Radiärkanäle enthielt, nicht aus einer Entodermuplicatur hervorgeht, und gegenüber GOETTE, daß sie nicht ectodermaler Abkunft ist. Die Zwischenlamelle (Tentakelplatte GOETTE) wuchert als von Anfang an einschichtige Zellenlage vom äußern Rande des gastraln Entoderms vor und schiebt sich zwischen das Innenectoderm und Außenectoderm hinein; sie entsteht also ganz gleich wie die Zwischenlamellen von verschiedenen Gonophoren athecater Hydroiden (*Cladocoryne*, *Clava squamata*).

Das Innenectoderm der weiblichen Gonophoren von *Gonothyraca* wird gebildet wie der Glockenkern von *Obelia*, in ihm kommt eine Glockenhöhle zustande; daß die beiden Bildungen bei der Medusenknospe und der Sporophorenknospe homolog zu setzen sind, ist wohl nicht zweifelhaft.

Über die Bedeutung des zentralen Entoderms hat GOETTE eine eigentümliche Ansicht geäußert. Die weder in ihrer Zahl noch ihrer Form und Lage nach regelmäßigen Vorwölbungen

der unter dem Glockenkern liegenden Entodermplatte hält er für Homologa der Radialschläuche, derjenigen Anlagen der Medusenknospe, die, wie wir gerade durch seine Untersuchungen wissen, am frühesten auftreten und die größte Regelmäßigkeit in der Art ihrer Bildung zeigen. Diese Deutung der Entodermfortsätze ist unmöglich. Denn 1. liegen sie innerhalb einer einschichtigen Entoderm lamelle, 2. wölben sie sich in die Glockenhöhle hinein, was die Radialschläuche oder ihre echten Homologa bei sichern Medusoiden nie tun, 3. sind sie gar keine selbständigen Bildungen, wie ihre Variabilität in der Anpassung an Zahl und Lage der Eier beweist. An ihrer Stelle entsteht in den sterilen weiblichen Knospen und, wie hier vorausgenommen sei, in den männlichen Gonophoren ein einfacher Entodermzapfen, der ganz der Bildung des Magenschlauchs der Gonophoren von *Cladocoryne* und *Clava* und der Vorwölbung des Spadix in die Glockenhöhle der Medusenknospen entspricht.

Die Entwicklung der männlichen Gonophoren.

Die Gonangien, welche männliche Gonophoren enthalten, entstehen genau gleich wie die weibliche Sexualknospen bergenden. Auch die Anordnung der Gonophorenknospen in einer oder zwei Reihen ist dieselbe wie dort (Fig. 77). Die Urkeimzellen treten in den internodialen Gliedern der Stockpersonen im Entoderm auf, wohin sie nach WULFERT aus dem Ectoderm einwandern, und nehmen häufig einen großen Raum in den distalen Regionen der sympodialen und den basalen Partien der freien Stielabschnitte eines Primärhydranthen ein. Ihre Zahl ist außerordentlich verschieden. Bei vielen Stücken fand ich das Entoderm ganz angefüllt damit, während ihre Zahl bei andern relativ gering war. An ihrer aktiven Wanderung ist nicht zu zweifeln, doch glaube ich, daß eine passive Einfuhr durch das Wachsen des Entoderms, in dem sie eingebettet sind, hier auch eine Rolle spielt. Das letztere ist wohl auch häufig der Fall, wenn sich von einem Blastostyl, dessen Wand reichlich Keimzellen enthält, eine Gonophorenknospe vorwölbt. Hier liegen die Keimzellen im Entoderm meist auf der Stützlamelle, mit den umgebenden Gastralzellen mehr oder weniger eng verkeilt. Je mehr sich die anfänglich ganz flache Knospe fingerförmig vorwölbt, desto mehr rücken die Keimzellen aus dem Blastostyl und dem Knospenstiel an die Kuppe der Anlage, wo sie dichte Haufen im Entoderm bilden, die manchmal einzelne Gruppen und Stränge gastraler Entodermzellen, die sich leicht durch ihre helle Farbe erkennen lassen, einschließen. GOETTE nimmt an, daß außer der Einwanderung von Ur-

keimzellen auch noch eine Differenzierung von solchen in der Knospe aus Gastralzellen stattfindet. Ich habe beweisende Bilder dafür nicht in meinen Serien durch Bergenser Stöckchen finden können, doch ist eine Entscheidung oft schwer, wenn die Keimzellen dicht das Entoderm durchsetzen.

Während durch lebhaft Vermehrung der an der Kuppe des Gonophors angehäuften Urkeimzellen ein dickes Polster entsteht, entwickeln sich die distalen Organanlagen. Die Bildung des Innenectoderms erfolgt auf eine etwas andere Weise als bei den weiblichen Knospen. Es bildet sich nach vorangegangener Abspaltung einer Mantellamelle auch eine Verdickung des Ectoderms der Knospenkuppe, die WEISMANN schon (1883, tab. 24, fig. 9) dargestellt hat. Aber sie führt nicht zu einer halbkugligen Einwucherung hoher Zellen und darauf zur Bildung eines hohlen Säckchens wie dort. Das Ectoderm der Knospenkuppe wird mehrschichtig, und es spaltet sich eine tiefere Lage von Zellen vom Außenectoderm ab (vgl. GOETTE, fig. 342). Ihre Dicke ist verschieden je nach der Ausbildung des darunter liegenden Keimzellenhaufens. Wenn die Urkeimzellen noch nicht sehr zahlreich sind, ist das Innenectoderm mehr linsenförmig, über einer dicken Gonadenanlage ist es eine dünne Platte. Niemals aber sah ich einen richtigen hohlen Glockenkern an der Spitze liegen. Leider gelang es mir nicht, ganz junge Stadien steriler Gonophoren männlicher Stöcke in Schnitten zu erhalten. Es wäre interessant zu sehen, wie sich dort die Innenectodermanlage verhält, wo sie gar nicht von Keimzellen eingeengt wird. Daß trotz der verschiedenen Art ihrer Bildung die Innenectodermanlagen der weiblichen und männlichen Knospen durchaus homolog sind, beweist die Übereinstimmung ihres spätern Schicksals. Unter der Gonadenanlage bildet das Entoderm ein einschichtiges Epithel, das sich gegen die Keimzellen immer scharfer abgrenzt und sich von ihnen schließlich ebenso durch eine Stützlamelle sondert, wie dies in den weiblichen Knospen gegenüber den Eiern geschieht. Die Keimzellen schließen sich zu einer kompakten Masse mit glatter Oberfläche zusammen, nachdem die Zuwanderung von Keimzellen ihr Ende erreicht hat.

Das platte, an der Kuppe abgespaltene Innenectoderm hat sich unterdessen in der Fläche vergrößert und ist auf den Keimzellen abwärts gewachsen, ihnen als flache Kappe aufliegend (Fig. 73). Nach außen liegt das Innenectoderm nicht lange dem Außenepithel völlig an. Von unten her schieben sich Zellen zwischen die beiden

Blätter hinein. Es bildet sich auch eine Zwischenlamelle wie bei den weiblichen Gonophoren. Hier sind die Zellen von Anfang an platter, und die ganze Schicht ist nie so mächtig wie bei den weiblichen Knospen (Fig. 64). Aber auch bei den männlichen Knospen ist ganz deutlich, daß es sich nur um entodermales Zellenmaterial handeln kann, das von dem äußern Rande des Gastralentoderms aus zwischen die Innenectodermlatte und das Außenectoderm vorgeschoben wird. Infolge der Zusammenpressung der distalen Anlagen durch die anschwellende Gonadenanlage ist die Beobachtung dieser Vorgänge viel schwieriger als bei den weiblichen Knospen. Doch konnte ich in zahlreichen Präparaten in diesen und den folgenden Stadien die Entodermlamelle deutlich vom Entodermrande bis gegen die Kuppe des Gonophors hin verfolgen (Fig. 73, 74). Dort endet sie im Umfang einer Mündungsplatte, die auch hier durch das apicale Außenectoderm und das Innenectoderm gebildet wird. Wenn GOETTE die Zwischenlamelle nur „dort, wo die Schichten abnormerweise etwas voneinander abgehoben waren, als eine ungleichmäßige Ringzone zwischen Außen- und Innenectoderm erkennen konnte“ (p. 225), so muß ich das auf die Ungunst seines Materials zurückführen, das ihm auch nicht ermöglichte, den Ursprung dieser Zellen zu konstatieren.

Das zentrale Entoderm, das erst eben unter dem Spermarium hinzog (Fig. 73), stülpt sich nun wie bei *Clara* in die Keimzellenmasse hinein (Fig. 74). Es bildet einen fingerförmigen Zapfen, der häufig bis an das Innenectoderm hinaufreicht. Die Gonophoren wachsen nun sehr stark. Das Spermarium wird größer, und die Gastralhöhle, in der man beim lebenden Tiere Nahrungspartikelchen in fortwährender strudelnder Bewegung sieht, erweitert sich (Fig. 75). Trotz der starken Dehnung, welche die Gonophorenwand erleidet, sind ihre 3 Schichten deutlich zu erkennen: innen das platte Innenectoderm, dann die Entodermlamelle von 2 Cuticularsäumen, die sich stark färben, scharf abgegrenzt und außen das platte Außenectoderm. Zwischen den Grenzlamellen sind noch deutlich die Kerne der Entodermlamelle zu sehen. Ihr distaler Rand hat sich in dem Gonophor der Fig. 75 bereits verdickt und so die Bildung des Ringwulstes (*riw*) begonnen. Innen- und Außenectoderm verdicken sich distal nun stark, dann verschmelzen die beiden Schichten der Mündungsplatte (Fig. 76), um sich dann in der Mitte zu öffnen. Der entodermale Ringwulst höhlt sich zum Ringkanal (*ri*) aus, und von Zellen seiner Wand aus werden die entodermalen Tentakelknospen gebildet (*tk*). Im

Spermarium haben unterdessen nach einer ungeheuren Vermehrung der Spermatogonien die Spermatocyten die Reifungsteilungen durchgemacht und wandeln sich in Spermatozoen um (*sperm*). Der zentrale Entodermschlauch wird zusammengedrückt, und die Gastralhöhle verschwindet fast völlig. In der Gonophorenwand deutet noch die doppelte Stützlamelle auf das Vorhandensein der Entoderm-lamelle hin.

Die männlichen Meconidien treten genau wie die weiblichen aus dem Gonangium aus. Der ganze Bau der fertigen Sexualindividuen ist in beiden Geschlechtern äußerst ähnlich. Die Tentakelzahl der Männchen ist stets kleiner (4—8). Der Entodermschlauch fällt nach dem Austritt der Meconidien zusammen. Nach der Öffnung der Glockenhöhle wird der Samen allmählich in das Wasser entlassen. Nach Entleerung der Spermatozoen schrumpft das Meconidium ein. Dabei kommt das Innenectoderm wieder deutlich zum Vorschein.

Wenn man die Entwicklung der männlichen und der weiblichen Knospen vergleicht, fällt gegenüber der Ähnlichkeit der ganzen Gonophoren im definitiven Zustand die Verschiedenheit in der Anlage eines sonst so konstanten und typischen Organs, wie es das Innenectoderm oder der Glockenkern darstellt, auf. Offenbar haben die männlichen Knospen die ursprüngliche Bildung eines hohlen Innenectoderms durch polare Einwucherung sekundär aufgegeben in Zusammenhang mit der frühen Ausbildung der Spermarienanlage.

Laomedea flexuosa HINCKS.

Die Entwicklung der Gonophoren von *Laomedea flexuosa* hat, abgesehen von ein paar kurzen Angaben WEISMANN'S, THALLWITZ für das männliche Geschlecht, GOETTE für beide Geschlechter untersucht. Ich kann im wesentlichen dem letztern zustimmen. Die Entwicklung der Gonangien stimmt mit *Gonothyraea* ziemlich überein. Nur entstehen hier wie bei *Obelia* die Knospen rings um das Blastostyl (Fig. 85, 86).

Die weiblichen Gonophoren seien zuerst besprochen. Die Eizellen wandern wie bei *Gonothyraea* aus dem Cönosarc ein (FRAIPONT, DE VARENNE, WEISMANN). Daß sie sich unter dem Entodermepithel aktiv fortbewegen, ist sicher. Auch ihr Eintreten in die Blastostyle und die Knospen geht auf diese Weise vor sich. Das wird auch von GOETTE zugegeben. Da sie aber so groß, häufig sogar größer sind als die Eizellen, welche bei *Gonothyraea* in die Gonophorenknospen einrücken, und auch in ihrer Gestalt von jenen

nicht verschieden sind, so kann jedenfalls auch dort die Form und Größe der Eier kein Argument gegen ihre aktive Ortsveränderung sein.

Die jüngsten Knospen stellen indifferente Vorwölbungen der Blastostylwand dar. Ihr Lumen ist eng, ihre beiden Blätter sind zuerst einfach. Nun schiebt sich vom Blastostyl aus eine Eizelle in die junge Knospe hinein (Fig. 78). Währenddessen hat sich das Ectoderm der Knospe verdickt und ist mehrschichtig geworden. Zunächst blättert eine äußere dünne Mantelschicht ab (Fig. 79), während das Knospenectoderm recht dick bleibt. Unterdessen hat die Eizelle die Kuppe des Gonophors erreicht und sich auf ihr gelagert, sie anfänglich stark einbuchtend. Die Knospe schnürt sich jetzt proximal stark ein und setzt sich so vom Blastostyl scharf ab (Fig. 79, 80).

Im Ectoderm der Knospenkuppe sondert sich nun eine tiefere Schicht von wenigen Zellen ab (Fig. 79), die sich bald völlig löst und als kleine Innenectodermplatte auf dem schon erheblich gewachsenen Ei aufliegt (Fig. 80). Das Außenectoderm zieht in einfacher Schicht über das Innenectoderm, das Ei und das Knospenectoderm hin. Es scheidet in den folgenden Stadien auf seiner Oberfläche eine dünne, aber stark färbare Cuticula aus, die es auch vom Mantel deutlich trennt, wo dieser ihm eng anliegt. Das Innenectoderm breitet sich über die Eizelle ein Stück weit nach abwärts aus (Fig. 81), erreicht oft auch den Rand des Entoderms; dann aber beginnt die Rückbildung des Innenectoderms. Innenectoderm und Außenectoderm werden eng aneinander gepreßt (Fig. 82), und bald sind sie nicht mehr voneinander zu unterscheiden. Später ist das Ei nur noch von einer dünnen Zellschicht überzogen, welche dem Cuticularhäutchen anliegt (Fig. 83).

Sobald das Ei an die Kuppe des Knospenectoderms gelangt ist, trennt sich das gastrale Epithel durch eine Stützlamelle von ihm, und so scheidet es aus dem entodermalen Zellenverband aus. Nachdem das Ei anfangs in einer Nische des Entoderms gelegen hat, wird mit dem weiteren Wachstum der Eizelle die Berührungsfläche zwischen dem Ei und dem Gastralepithel eben (Fig. 80, 81). Dann wächst der Entodermschlauch nach zwei Seiten aus (Fig. 83). Er bildet 2 flache Lappen oder Hörner. In der Einsenkung zwischen ihnen liegt das Ei wie in einem Sattel. Es paßt sich etwas an die Form des Entoderms an; in der zu den beiden Hörnern senkrechten Ebene greift es an dem Entoderm hinunter. In dem Querschnitt eines Gonophors in diesem Stadium, den Fig. 84 unten wiedergibt, ist

dieses Verhalten deutlich zu sehen. Offenbar handelt es sich um eine Einrichtung, welche die Berührungsfläche zwischen Ei und Gastralschlauch vergrößert.

Zur Zeit der Reife der Eier in den obersten Gonophoren reißt das Gonangium auf (Fig. 85). Die Endplatte zieht sich zurück und fällt zusammen. Die dünne Gonophorenwand lößt sich auf, und das Entoderm schrumpft ein. Nur noch die Mantelhülle hält die Eier an ihrem Ort fest. Durch diese netzartig durchbrochene gemeinsame Gonophorenhülle dringen die Spermatozoen zu den Eiern, und diese entwickeln sich nach der Befruchtung zu Planularlarven, die auschwärmen.

Die männlichen Knospen entwickeln sich erheblich einfacher. Die Urkeimzellen entstehen, wie WEISMANN nachwies, im Ectoderm des Stammabschnitts der Gonangien tragenden Stockpersonen und der Blastostylknospen. Sie verlassen das Ectoderm nicht. In ihm wandern sie distalwärts. In den Gonangien findet man sie teils einzeln, teils in Gruppen zusammengehäuft in dem aufgelockerten Ectoderm des Blastostyls. Die Entstehung einer Gonophorenknospe gibt sich zuerst durch eine leichte Vorbuchtung des Entoderms und eine entsprechende Vermehrung der Zahl der Ursamenzellen an dieser Stelle im Ectoderm zu erkennen. Während aus der Umgebung noch weitere Keimzellen zuwandern und die Spermariananlage vergrößern, stülpt sich das Entoderm fingerartig vor (Fig. 87). Die Maschen des lockern Ectoderms werden völlig von Keimzellen ausgefüllt. Auf der Außenseite der Knospe hebt sich die Mantelschicht ab, während der Rest des Ectoderms als dünner Schleier über das Spermarium gebreitet bleibt. Die Spermatoblasten vermehren sich stark, während der Gastralschlauch sich im Innern erweitert (Fig. 88). Die weitere Entwicklung besteht nur noch darin, daß die Samenzellen reifen und sich fertig ausbilden. Die Endplatte des Gonangiums wird aufgelöst, die Gonophorenhüllen zerreißen und die Spermatozoen treten aus.

Die weiblichen und die männlichen Gonophoren von *Laomedea flexuosa* zeigen also eine verschiedene Ausbildung. Bei den weiblichen Gonophoren spaltet sich von der Kuppe des Ectoderms eine untere Zellschicht ab, die sich zunächst über das Eiausbreitet, aber nach kurzer Zeit zurückgebildet wird. Es wird also ein solides, einschichtiges Innenectoderm angelegt, das wieder reduziert wird. Die männlichen Knospen ent-

behen eines Innenectoderms vollständig; sie stellen einfachste zweiblättrige Knospen dar.

Verschiedene Vertreter der *Clytia-Campanularia*-Gruppe hat GOETTE untersucht. Seine eingehenden Mitteilungen ermöglichen es, sie auch zum Vergleich heranzuziehen.

Clytia johnstoni ALDER, die freie Medusen hervorbringt, gleicht in der Entwicklung ihrer Gonophoren der Medusenentwicklung der andern Hydroiden prinzipiell.

Wie bei *Campanularia calyculata* und *Camp. hincksi* entspringen die Gonangien von der Hydorrhiza. Sie sind bei *Clytia* geringelt, und ihre Blastostyle bringen auf verschiedenen Seiten zahlreiche Knospen hervor. Die Gonophorenknospen sind von Anfang an birnförmig wie die der Athecaten. Vier Radialschläuche (selten 3) wölben sich als Anlage des umbrellaren Entoderms vor. Zwischen sie senkt sich der Glockenkern ein. Im Folgenden sind oft die Radialschläuche zuerst nicht ganz gleichstark ausgebildet, doch gleicht sich dies bis zum Abschluß der Entwicklung aus. Die verschiedenen Stadien der Medusenentwicklung stimmen weitgehend mit *Syncoryne* überein und unterscheiden sich dadurch von *Obelia*. Nur die weite Entfernung der Radialschläuche voneinander, die breiten Interradialfalten und damit die kreuzförmige Gestalt des Glockenkerns teilen die beiden Thecaphoren-Arten. Verschiedene Spezialitäten der *Obelia*-Knospen (Fehlen der Randwülste, Reduktion des Velums usw.) werden jedoch bei *Clytia* nicht gefunden. Das Dach der Glockenhöhle bildet mit dem Außenectoderm die Velarplatte, welche sich erst spät öffnet. Vier Randwülste wölben sich über den Enden der Radiärkanäle vor. Entoderm-lamelle und Ringkanal entstehen auf die bekannte Weise. In die geräumige Glockenhöhle wölbt sich das Manubrium vor. Von den 4 radialen Randwülsten wachsen Tentakel aus. Außerdem entstehen zwischen den 4 ersten vor der Ablösung der Meduse noch 4 interradiale Randwülste, die wohl später noch Tentakel erhalten werden. Bei den von WEISMANN und GOETTE untersuchten Stöcken erfolgte die Differenzierung und Ausbildung der Geschlechtszellen erst in den freien Medusen. Anders verhielten sich die HARTLAUB (1897) vorliegenden Helgoländer Exemplare, bei denen die Gonaden stets angelegt waren, wenn die Meduse frei wurde.

Campanularia calyculata HINCKS schließt sich wie im Trophosom so auch in vielen Momenten der Gonophorenentwicklung an *Clytia* an. Der Bau der Gonangien ist komplizierter. Der die Gonophoren umhüllende Mantel ist von entodermalen Kanälen durchzogen.

Die Gonophoren zeigen die wesentlichen Medusenorgane, doch erscheinen sie im Vergleich zu echten Medusen anderer Formen unvollkommen. Sie sind nicht wie jene zu selbständigem Leben befähigte Individuen; ihnen fehlt der Magenstiel und damit die Mundöffnung.

Den Beginn der Gonophorenentwicklung stellt das Vorwachsen der 4 Radialschläuche und das Einwuchern eines „echten Glockenkerns“ zwischen sie dar. Dieser, offenbar von sehr frühen Stadien an ausgehöhlt, reicht zwischen den ziemlich weit auseinanderstehenden Radialschläuchen aus Außenectoderm, bis er durch die von den Schlauchkanten vorwuchernden einschichtigen Umbrellarplatten von ihm abgedrängt wird. Eine so deutliche und dauerhafte Entoderm lamelle wie bei *Obelia* und den Athecaten-Medusen erhält sich aber nicht. Wenn zwischen Subumbrellarepithel und Exumbrella sich eine dünne Gallertschicht zu bilden begann, sah GOETTE nur noch spärliche Zellen als Reste der Umbrellarplatten. Eine sehr starke Ausbildung erfahren jedoch die Radiärkanäle, da sie in ihrer ganzen Länge Träger der Geschlechtsprodukte werden. Sie bilden mit dem sie nun rings umgebenden Subumbrellarepithel 4 weit in die Glockenhöhle vorragende Ovarien oder Spermarien. Sie „sind mit kurzen Zweigen dicht besetzt, die entweder die Eizellen umgreifen oder in die Hodenmasse eindringen“. Die Decke der Glockenhöhle bildet mit dem distalen Außenectoderm eine Velarplatte, die sich später zu einem Velum öffnet. In seiner Höhe sind die Radialkanäle durch einen Ringkanal verbunden. Radial wölben sie sich mit dem sie bedeckenden Ectoderm zu 4 Randwülsten vor. Am Rande der Glocke entstehen nun Statolithenbläschen und Tentakelanlagen, eigentümlicherweise beide nicht an den Randwülsten, sondern interradiä. „In den männlichen Medusen sind die Tentakel schwächer entwickelt und schwinden schon im Beginn der Reifezeit, in den weiblichen Individuen sind sie stärker und um jene Zeit noch vorhanden.“ Auch bei ganz jungen Knospen war von einem Manubrium keine Spur zu sehen.

Es ist nun sehr bemerkenswert, daß nach GIARD (1899) *C. calyculata* nur im Anfang ihrer Fortpflanzungsperiode sessile, später jedoch freie Medusen produziert. Diese

sind nach ihm identisch mit der Eucopide *Agastra mira* HARTL., die HARTELAUB aus der Umgebung von Helgoland beschrieben hat.

Die sessil bleibenden Medusenknospen lassen in ihrer Glockenhöhle die Eier sich zu Embryonen entwickeln, die frei werdenden Geschlechtsindividuen entleeren ihre Sexualprodukte ins Wasser. Jedenfalls ist *Campanularia calyculata* nahe verwandt mit der in Trophosom und Schwimmform sehr ähnlichen *Eucopella campanularia* LENDENFELD (1883).

Nach der ganzen Entwicklungsgeschichte sind phylogenetische Beziehungen dieser medusenähnlichen Formen einerseits zu Arten mit Gonophoren von geringerer Medusenähnlichkeit wie *C. hincksi* ALDER, *C. verticillata* L., deren Untersuchung wir auch GOETTE verdanken, und andererseits zu Formen mit ausgebildeten Medusen wie *Clytia* sicher. Hier sei zunächst nur die phylogenetische Interpretation des verschiedenen Verhaltens der Gonophoren derselben Art besprochen. Jedenfalls repräsentieren nicht die sessil bleibenden Sexualknospen von *Camp. calyculata*, sondern die frei werdenden derselben Art das ursprünglichere Verhalten. Die ganze Organisation der Gonophoren spricht dafür, daß es sich um das Sessilwerden eines an pelagisches Leben angepaßten Organismus handelt. Wenn das häufige Sessilbleiben eine Erscheinung wäre, welche die Art von ältern Formen mit lediglich sessilen Gonophoren erbt (GOETTE, p. 271), so kann dies doch wohl nicht von den Statolithenbläschen gesagt werden! Sie können doch nur als Anpassung an eine länger dauernde pelagische Sonderexistenz erworben worden sein und sich bei den sessil bleibenden Knospen als Erbstück von den frei Schwimmenden erhalten haben. So ist nicht zu bezweifeln, daß die sessil bleibenden Gonophoren von *Camp. calyculata* gegenüber der frei werdenden *Agastra* derselben Art und *Eucopella* phylogenetisch reduzierte Bildungen sind.

Auf die phylogenetische Bedeutung der ontogenetischen Reduktion, welche bei andern Medusen sich voll entwickelnde Organe (Entoderm lamelle, Tentakel) in der Entwicklung von *C. calyculata* stets erfahren, kommen wir im vergleichenden Teil zurück.

In denselben Verwandtschaftskreis gehört *Campanularia hincksi* ALDER. „Die medusoiden Knospen von *C. hincksi* sind in ihren Grundlagen, nämlich der Umbrella mit den Radialschläuchen und der vom Glockenkern gebildeten Glockenhöhle, den Medusenknospen von *C. calyculata* wesentlich gleich, treten aber im übrigen doch eine

Stufe zurück. Denn ihnen fehlt außer dem Manubrium noch die sekundäre Bildung der Umbrellarplatten, des Velums, der Tentakel, wozu noch die dauernde Seßhaftigkeit kommt. Immerhin schließen sie sich ebenso an *C. calyculata* an, wie diese an *Obelia* und *Clytia* (GOETTE p. 271).

Bei *Campanularia verticillata* L., deren Sexualindividuen GOETTE als erster eingehend untersucht, fehlt den weiblichen wie den männlichen Gonophoren jeder medusoide Bau.

So kennen wir also in der „*Campanularia*-Gruppe“ eine Reihe verschiedenartiger Gonophorentypen. Neben voll ausgebildeten Medusen von *Clytia* einerseits und den gar nicht medusenähnlichen Keinträgern von *C. verticillata* andererseits stehen Formen, die mehr (*C. calyculata*, *Eucopella*) oder weniger (*C. hincsi*) in ihrer Entwicklung und ihrer definitiven Gestalt der Medusenorganisation homologe Teile aufweisen. Ihre Übereinstimmung hat GOETTE veranlaßt, sie als Repräsentanten einer Entwicklungsreihe aufzufassen. Und ich glaube, hierin müssen wir ihm zustimmen. Er glaubt des weitern, daß die Reihenfolge eine progressive, von den einfachen Formen bis zu der Vollmeduse aufsteigende sein müsse, wie er ja überhaupt die Medusen als die jüngsten Endstufen der phylogenetischen Reihen unter den Hydroiden auffaßt. Die Berechtigung dieser Hypothese soll im folgenden vergleichenden Abschnitt diskutiert werden.

Vergleichender Teil.

Für die vergleichende Betrachtung der verschiedenen Arten von Sexualindividuen der Hydroiden möchte ich einige Begriffe abgrenzen.

Ohne Unterschied auf die Ausbildung im einzelnen nennen wir alle Sexualknospen, die an Hydroidenstöcken gebildet werden, Gonophoren. Als Medusen bezeichnen wir, wie üblich, die bei den Hydroiden vorkommenden Schwimmformen bekannter Gestalt, die, wie sich gezeigt hat, alle unter Bildung eines Glockenkerns sich entwickeln („Glockenkernmedusen“). Der Begriff ist zunächst lediglich morphologisch und enthält keine Voraussetzung über die Phylogenese der Formen.

Unter Medusoiden verstehen wir nur solche Formen, denen wir eine bestimmte Abstammung zuschreiben, nur solche Gonophoren, die unzweifelhaft durch Sessilwerden von freien Medusen entstanden sind. Aus der Reihe der Medusoide nehmen wir also zunächst alle

diejenigen Formen heraus, deren phylogenetische Stellung wir noch zu untersuchen haben. Für die unleugbar medusenähnlichen Gonophoren von *Eucopella*, *Campanularia calyculata* u. a. hat GOETTE eine andere phylogenetische Stellung abzuleiten versucht: Sie sollen Formen sein, in denen sich ein primitiverer Zustand der Medusenausbildung erhalten hat. Sie sind nach GOETTE abgezweigt von der Entwicklungsreihe, die progressiv zu den Medusen hinführte und stellen daher phylogenetisch frühere Stufen dar. Für Formen, welchen diese Stellung in der Tat zukäme, wäre wohl im Gegensatz zu den reduzierten „Medusoiden“ die Bezeichnung „Prämedusen“ angebracht. Im Folgenden soll die Entscheidung versucht werden, ob wir es tatsächlich mit Prämedusen zu tun haben oder ob auch diese Formen Medusoide im erläuterten Sinne sind.

Der Begriff des Sporophors soll ebenso wie der der Meduse lediglich morphologisch gefaßt werden. Wir verstehen darunter Geschlechtsknospen, denen ein Bau, der die wesentlichen Organe der ausgebildeten Meduse aufweist, nicht zukommt. Wir wenden ihn also zunächst für die ganze Mannigfaltigkeit von sessilen Gonophoren an, die nicht ohne weiteres als nahe Medusenverwandte zu erkennen sind. Ob sie „medusoid“ im phylogenetischen Sinne sind, ist das für sie zu stellende Problem.

A. Die Gonophoren in den verschiedenen Hydroidengruppen.

Schon anfangs habe ich die auffallende Erscheinung hervorgehoben, welche die Verteilung der verschiedenen Gonophorenformen in den einzelnen systematischen Gruppen bildet. Auch die in der vorstehenden speziellen Schilderung besprochenen Fälle von Gonophorenentwicklung bringen diese Tatsache zur Genüge zur Anschauung.

Um diese für die Phylognese der betreffenden Formen sehr bedeutsame Stellung im System noch einmal deutlich zu machen, stelle ich verschiedene Familien der Hydroiden mit den in ihnen vorkommenden Gonophorenformen in einer Übersicht zusammen ¹⁾ (s. folgende Seite).

Diese Zusammenstellung zeigt deutlich: In verschiedenen getrennten Verwandtschaftsgruppen der Hydroiden

1) Eine ausführliche Tabelle des Systems der Athecaten und der bei den verschiedenen Gattungen vorkommenden Gonophoren findet man in STECHOW's Bearbeitung japanischer Hydroiden (1909).

<i>Corynidae</i>	{ <i>Cladocoryne</i>	Sporophoren mit Glockenkern
	{ Gruppe „ <i>Syncoryne</i> “	{ Sporophoren ohne Glockenkern
		{ Medusoide
<i>Cladonemidae</i>	{ Medusen (tettraradiale)
		{ Medusen (tettraradiale → octo-, hexaradiale)
<i>Pennaridae</i>	{ Medusoide
		{ Medusen
	{ Gruppe „ <i>Corymorpha</i> “	{ Sporophoren
<i>Tubularidae</i>		{ Medusoide
	{ Gruppe „ <i>Tubularia</i> “	{ Medusen
		{ Sporophoren
		{ Medusoide (mit 4,3—0 Radiärkanälen)
		{ Medusen
<i>Clavidae</i>	{ Sporophoren ohne Glockenkern
		{ Sporophoren mit Glockenkern
		{ Medusen
<i>Bougainvillidae</i>	{ Gruppe „ <i>Hydractinia</i> “	{ Sporophoren
		{ Medusoide
	{ im übrigen: verschiedene	{ Medusen
<i>Eudendridae</i>	{ Medusen und Sporophoren
		{ Sporophoren
	{ Gruppe „ <i>Campanularia</i> “	{ Sporophoren
<i>Campanularidae</i>		{ Medusoide
		{ Medusen
	{ Gruppe „ <i>Laomedea-Obelia</i> “	{ Sporophoren ohne Glockenkern
		{ Sporophoren mit Glockenkern
		{ Medusen
<i>Campanulinidae</i>	{ Sporophoren
		{ Medusen
<i>Sertularidae</i>	{ Sporophoren mit solidem Innenectoderm
		{ Sporophoren mit hohlem Innenectoderm
<i>Halecidae</i>	verschiedene Sporophoren
		{ Sporophoren ohne Innenectoderm
<i>Plumularidae</i>	{ Sporophoren mit solidem Innenectoderm
		{ Sporophoren mit hohlem Innenectoderm

kommen neben ausgebildeten freien Medusen einfache Sporophoren vor und außerdem vielfach Formen, die unzweifelhaft als reduzierte, sessil gewordene Medusen angesprochen werden müssen (Medusoide). Nach GOETTE sind nun die einfachen Sporophoren die primitiven Generationsorgane der Hydroidenstöcke. „So sind die Medusen nicht die ältesten, sondern gerade die jüngsten Formen, und unter ihren Vorstufen sind wiederum die einfachsten Gonanthen (*Corydendrium* usw.) die ältesten Keimträger überhaupt“ (p. 283). Entwickeln wir nun einmal kurz die Konsequenzen der GOETTE'schen Auffassung. Wenn also in einer

Familie solche an den Polypen sitzende Geschlechtsknospen von einfachstem Bau vorkommen, so stellen sie einen primitiven Zustand dar, der sich innerhalb der Familie bei den betreffenden Arten erhalten hat. Diese einfachen Geschlechtsknospen sind von den Vorfahren übernommen worden. Die mit ihnen behafteten Individuen der Kolonien [die „Gonanthen“ (GOETTE)] bringen das morphologische Verhalten der Fortpflanzungstiere der Ahnenformen noch zum Ausdruck. Innerhalb der Familie hat sich dann das Sexualorgan des Gonanthen, die „Organknospe“, zu einer Art „Individuum“, einer frei lebenden Schwimmform, entfaltet. Und bei vielen Arten ist die Entwicklung dann noch weiter gegangen (*Syncoryne gravata* LOVÉN u. a., *Pennaria*, *Tubularia* var. sp., *Hydractinia* var. sp.). Sie hat wieder zu einem Sessilwerden der frei schwimmenden Sexualindividuen geführt. GOETTE hebt diese völlig getrennte Parallelentwicklung des „Generationswechsels“ innerhalb der Gruppen der Athecaten und Thecaphoren selbst hervor.

Die Reihenfolge der sessilen Keimträger der Thecaphoren, die GOETTE nach der Komplikation ihres Baues und der Ähnlichkeit mit der Medusenorganisation anordnet, ist für ihn eine progressive, die „von einfachen polypoiden Gonanthen (*Diphasia* p. p., *Plumularia setacea*) ausgehend kontinuierlich bis zu den Medusenknospen der Campanularen (*C. hincksi*, *C. calyculata*) führt“ (p. 269). Ebenso stellt GOETTE für die Athecaten eine Stufenfolge von Kategorien von Gonanthen auf: „1. solche Gonanthen, die nur aus den zwei Epithelien des Ectoderms und des Entoderms bestehen (*Corydendrium*, *Eudendrium*, *Dicoryne*), 2. die nicht medusoiden, aber mit einem Par-ectoderm [= Innenectoderm] oder Parentoderm [= Entodermale Hüllschicht der Sexualzellen] versehenen Gonanthen (*Hydractinia*, *Clava*, *Coryne*). 3. die medusoiden ¹⁾ Gonanthen von *Cordylophora*.“ — „Auch diese Reihe ist wie bei den Keimträgern der Thecaphora eine progressive, von den einfachsten Formen(1) bis zu den Medusen hinauf“ (1907, p. 278). „Die vergleichende Entwicklungsgeschichte aller dieser Geschlechtsindividuen lehrt, daß die phyletische Entstehung der Medusen der Athecata und der Thecaphora in zwei getrennten Parallelreihen vor sich ging“ (p. 283).

Dabei dürfen wir aber, wenn wir uns einmal auf den Boden der GOETTE'schen Anschauung stellen, nicht stehen bleiben. Die

1) Nach meiner Bezeichnung für ihre hypothetische Stellung bei GOETTE: prämedusischen.

typischen Gonophorenformen, die GOETTE in eine aufsteigende Stufenfolge ordnet, gehören ganz verschiedenen Verwandtschaftsgruppen an. Für die Athecaten allein trifft dasselbe zu, was vom Standpunkt der GOETTE'schen Theorie aus für die beiden Ordnungen der Hydroiden konstatiert werden muß. In den Familien der Coryniden, Tubulariden, Claviden, Bougainvilliden und in noch kleinern Gruppen innerhalb der Familien finden sich nebeneinander Medusen, Medusoide und Sporophoren einfacher Art. Sind die einfachsten Sporophoren tatsächlich die primitiven Sexualträger der Hydroiden, so müssen in jeder dieser Familien die Arten, bei denen sie vorkommen, den ursprünglichsten Zustand der Fortpflanzung repräsentieren, d. h. die verschiedenen Familien müssen, wenn sie überhaupt verwandt sind, gemeinsam von Formen abstammen, die sich vermittels solcher einfacher Sexualknospen fortpflanzten. Die verschiedenen in den einzelnen Familien vorkommenden komplizierten Gonophorenformen reihen sich an diese einfachen Organknospen als an die phylogenetisch ältesten Typen als jüngere, weitergebildete Abkömmlinge an. Was hierüber für die Athecaten gilt, verhält sich ebenso bei den Thecaphoren, wie ein Blick auf die Tabelle auf S. 141 zeigt.

Wenn also wirklich, wie GOETTE annimmt, die einfachen Sporophoren die ältesten Keimträger der Hydroiden sind, dann ist der Schluß unabweisbar, daß nicht nur beiden Thecaphoren und Athecaten, sondern auch unter den Athecaten und Thecaphoren innerhalb jeder einzelnen Familie, in der Medusen und Sporophoren nebeneinander heute vorhanden sind, die Medusenform unabhängig in parallelen Reihen entstanden ist. Nicht nur am Ende der Stammesentwicklung der beiden Hydroidenordnungen ständen durch konvergente Entwicklung entstandene, äußerst ähnliche Schwimmformen, sondern auch die Athecatenmedusen (Anthomedusen) und die Medusen der Thecaphoren (Leptomedusen) wären mehrmals in den kleinern Verwandtschaftsgruppen durch Konvergenz entstanden.

Schon diese Konsequenz muß Zweifel gegenüber der GOETTE'schen Theorie erregen. Betrachten wir z. B. die Familien der Coryniden und Tubulariden. Nach GOETTE's Anschauungen müßte hier unbedingt eine konvergente Herausbildung der Meduse ausgehend von einfachen Gonophoren, wie z. B. *Coryne* und *Gymnogonos crassicornis* BONN.

sie besitzen, stattgefunden haben. Daneben stehen jedoch in beiden Gruppen als Medusen Codoniden, die unter sich nicht nur eine allgemeine Ähnlichkeit zeigen, wie sie durch Konvergenz entstandene Formen unter Umständen haben können, sondern so weitgehend übereinstimmen, daß man, selbst ohne ihre Polypen zu kennen, sie zu derselben Medusenfamilie (*Codonidae*) stellen muß.

Aber die Notwendigkeit der Annahme einer geradezu rätselhaften Konvergenzentwicklung geht noch weiter. Innerhalb der Familien stehen in Gattungen und kleinen Artengruppen Medusen erzeugende und Sporophoren tragende Arten mit weitgehendster Ähnlichkeit der Trophosome nebeneinander. Wenn z. B. die Gonophoren von *Coryne* und *Hydractinia*, wie GOETTE behauptet, primitive Formen sind, so muß innerhalb der kleinen, neuerdings meist als „Gattung“ zusammengezogenen Artengruppen „*Syncoryne-Coryne*“ und „*Hydractinia-Podocoryne*“ sich die Meduse selbständig herausgebildet haben. Diese Beispiele lassen sich beliebig vermehren. So führt die Annahme des primitiven Charakters der einfachen Sporophoren unter den Hydroiden bei einer vergleichend morphologischen Betrachtung, welche auch die systematische Stellung der Hydroidenstücke und der Medusen berücksichtigt, zu äußerst schwierigen, wie mir scheint unmöglichen, Konsequenzen.

Noch einen weitem Punkt möchte ich anführen, bevor ich auf die vergleichende Betrachtung der Gonophorenentwicklung eingehe. Wenn man innerhalb der größern oder kleinern Gruppen die Formen nach der zunehmenden Modifikation im Grundtypus der vegetativen Teile systematisch in eine Reihe anordnet, kommt man häufig parallel damit zu einer Vereinfachung der Gonophoren. Dies ist im engern Rahmen bei den 2 Tubulariden-Gruppen, die sich an *Tubularia* und *Corymorpha* anschließen, der Fall, im weitem Umfang aber auch unter den Tecaphoren, wenn man die entwickeltsten Gonophorentypen bei den primitivern Campanulariden mit denen der abgeleiteteren Sertulariden und Plumulariden vergleicht.

Wenn wir also zunächst nur vergleichend morphologisch das System der Hydroiden überblicken, werden wir auf eine ganz andere Anschauung hingewiesen, als die ist, welche GOETTE zu begründen suchte. Das Vorkommen von morphologisch und entwicklungsgeschichtlich so ähnlichen Medusen neben sessilen Medusoiden und einfachen Sporophoren in den verschiedenen engern und weitem Verwandtschafts-

gruppen der Hydroiden spricht nur dafür, daß den Ausgangspunkt der phyletischen Entwicklung wenigstens für die Athecaten- und Thecaphorenreihen Formen gebildet haben, welche die im wesentlichen typische Meduse schon besessen haben.

Daß eine Reduktion von frei schwimmenden Medusen überhaupt vorkommt, wird durch zahlreiche Fälle, die z. T. auch GOETTE kennt und anerkennt, zur Genüge belegt. Ob diese Reduktion in gewissen Fällen auch soweit gegangen ist, daß überhaupt der medusoide Bau nicht mehr kenntlich ist, das ist eine Frage nach der graduellen Natur des Reduktionsprozesses. Wir werden also nach dem Vorkommen der Gonophorenformen unter den Hydroiden vermuten, daß es innerhalb der Hydroidenfamilien „Prämedusen“ nicht gibt und daß die von GOETTE in diesem Sinne gesehenen medusenähnlichen Formen eben auch rückgebildete Medusen sind.

Daß diejenigen Arten mit einfachen Sporophoren, welche innerhalb einer der vielen parallelen Hydroidengruppen neben solchen mit sicher reduzierten Medusen und freien Medusen stehen, von Arten, die freie Medusen als Geschlechtstiere besaßen, abstammen, wird man annehmen müssen. Ob aber ihre einfachen Gonophoren selbst von Medusen abstammen, d. h. durch eine phyletische Umwandlung der Medusenontogenese entstanden sind, ist damit noch nicht sicher ausgemacht. An sich bleibt ja noch eine andere Möglichkeit. Die Medusenbildung kann von einer Art vollständig aufgegeben worden sein. Der Generationswechsel und damit die bei den Vorfahrenformen vorhandene Stelle der Geschlechtszellenreifung kann völlig in Wegfall gekommen sein. Es wurden neue Sexualorgane an einem Polypen gebildet, die wir in manchen einfachen Sporophoren vor uns haben könnten. Es können sich sekundär auch ganze Polypen der Kolonie in Sexualindividuen („polypoide Gonophoren“) umgewandelt haben.

Die Entscheidung darüber muß die vergleichend entwicklungsgeschichtliche Untersuchung der betreffenden Formen zu geben suchen.

B. Ontogenetische Stadien und die Phylogenese der Gonophoren.

Aus der Übereinstimmung von Formen einer Gruppe in ihrer Ontogenese pflegen wir auf eine verwandtschaftliche Beziehung zu schließen. Da die aufeinanderfolgenden Stadien der Ontogenese einer

Art die Ausgangspunkte für die Artveränderung bilden müssen, können wir aus dem Vergleich der Stadien, die verschiedene Formen in ihrer Individualentwicklung durchlaufen, aus dem Umfang, in dem sie übereinstimmen und voneinander abweichen, einen Rückschluß machen auf das Ausgangsmaterial, an dem die Stammesgeschichte ihre Veränderungen vorgenommen hat, auf die Art der Entwicklung der Vorfahren. Merkmale, welche der Ontogenese aller Mitglieder einer Gruppe zukommen, weisen dadurch auf ein hohes phylogenetisches Alter hin, d. h. es wird wahrscheinlich, daß sie schon Formen eigen waren, von denen alle Gruppenmitglieder abstammen; und umgekehrt werden wir versuchen dürfen, auf das Vorhandensein gewisser typischer Merkmale in der Ontogenese einer Anzahl von Formen eine phylogenetische Gruppe zu gründen.

Nach einer solchen Gleichartigkeit der Ontogenie, welche auf eine einheitliche Phylogenese hinweist („Homologie“) werden wir nach der vorangegangenen Erörterung zunächst bei den Medusen suchen, wie es auch die bisher fast allgemein angenommene Auffassung der Hydromedusenphylogenese, die namentlich von WEISMANN begründet wurde, getan hat.

Ein Vergleich der Entwicklung der Medusen und Medusoide von *Syncoryne*, *Pennaria*, *Tubularia*, *Corymorpha*, *Dendroclava*, *Perigoninus*, *Bougainwillia*, *Podocoryne* u. a. m. unter den Athecaten und *Obelia* und *Clytia* unter den Thecaphoren zeigen, daß alle diese Knospen von Sexualindividuen sich gleichartig entwickeln. Zwei Bildungsprozesse kehren konstant wieder: 1. die Bildung eines Innenectoderms (Glockenkern, Subumbrellaranlage) in typischer Weise, 2. die Bildung des umbrellaren Entoderms in der Form von 4 Radialschläuchen, deren Kanten eine Wucherungsregion bilden, von der aus die einschichtige Entoderm lamelle und am obern Gonophorenrande ein Ringkanal gebildet wird.

Der Glockenkern entsteht bei allen den angeführten Formen, die Repräsentanten der verschiedenen Hydroidenfamilien darstellen, auf entsprechende Weise: durch eine Einwucherung ectodermaler Zellen am distalen Knospenspole. Zunächst findet eine Kernvermehrung an der Knospenspitze statt, so daß eine dicht gedrängte Zellengruppe sich im Ectoderm von der Umgebung abhebt. Diese Zellen strecken sich nun und teilen sich weiter und schieben sich so ringsum seitlich unter das Epithel, mit ihrer Längsachse radiär gegen die Mitte, den Einwucherungspol, zusammengeneigt. Bei den hier stattfindenden Zellteilungen bleibt ein Teil der so entstehenden

Zellen an der Oberfläche, ferner zieht sich im selben Maße, wie die wuchernden Zellen einsinken, das umgebende Epithel über ihnen von den Seiten her zusammen, was in den Präparaten deutlich durch den nach der Mitte zu geneigten Verlauf der Grenzen der Epithelzellen zu erkennen ist. So findet keine Einsenkung der äußern Oberfläche, keine „Einstülpung“, aber auch nicht, wie GOETTE den Vorgang interpretiert, eine einfache Abspaltung einer tiefern Zellenlage von einem mehrschichtigen Epithel statt, sondern eine typische polare Einwucherung des Zellenmaterials für die Anlage der Subumbrella. Die Glockenhöhle entsteht gleich nach der Einsenkung der Innenectodermzellen als distaler Spaltraum, der durch weitere Wucherung der Zellen rings von einem einschichtigen Epithel umschlossen wird.

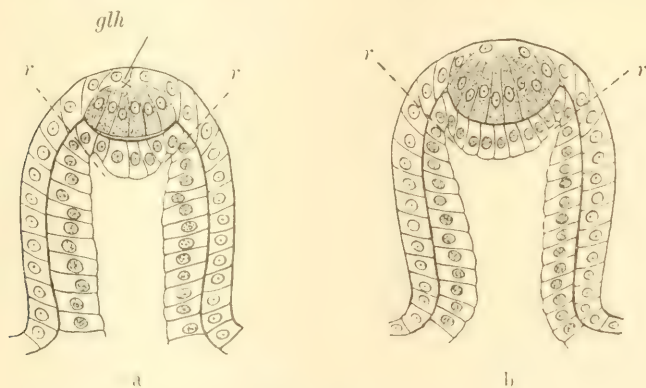


Fig. N.

Bildung des Glockenkerns a bei Athecaten, b bei *Obelia*.
Etwas schematisiert.

Eine Verschiedenheit in dem Umfang der Einwucherung unterscheidet etwas den Bildungsprozeß bei Athecaten und *Obelia*. Während die Zellwucherung und Einsenkung von Bildungszellen bei den Athecaten auf einen sehr engen Raum am Pol der Knospe beschränkt bleibt, nimmt bei *Obelia* ein breiteres Gebiet daran teil (Textfig. Na u. b). Das ändert aber weder etwas an der prinzipiellen Natur des Glockenkernbildungsvorgangs noch an der völligen Übereinstimmung der unmittelbar darauf folgenden Stadien.

Der zweite elementare Vorgang bei der Medusenknospung ist in allen den angeführten Fällen das Vorwachsen von 4 getrennten Radialschläuchen, zwischen die sich der Glockenkern einsenkt und die bei seinem Größerwerden zwischen Innenectoderm und Außen-

ectoderm hinaufwachsen. Nicht nur die Regelmäßigkeit ihres Auftretens zur selben Zeit wie die typischen Veränderungen im Ectoderm, sondern auch ihre Vierzahl bei Medusen der verschiedensten Gruppen und die weitere Verwendung ihres entodermalen Materials spricht für eine phyletische Bedeutung dieser Stadien. Auch die Modifikationen, die diese Anlagen der umbrellaren Entodermorgane bei andern Medusen zeigen, weisen bei vielen zurück auf eine primäre Entwicklung aus 4 getrennten Radialschläuchen (z. B. *Cladonema*).

Im nächsten Stadium der Medusenontogenese (vgl. S. 52) finden wir wieder eine durchgehende Übereinstimmung bei den verschiedenen Athecaten und Thecaphoren. Die charakteristischen Prozesse der Bildung einer einschichtigen entodermalen Zwischenlamelle („Entoderm-lamelle“, „Subumbrellarplatten“) von den Kanten der Radialschläuche des gastraln Entoderms aus und die Bildung des Ringkanals verläuft in übereinstimmender Weise, ebenso die Vorwölbung des Manubriums in die Glockenhöhle und die Anlage der Velarplatte.

Es müßten Momente von zwingender Beweiskraft angeführt werden, um die Entstehung dieser Stadien der Ontogenese durch eine oftmalige Konvergenz wahrscheinlich zu machen. Auch die Randwülste, denen die Vorwölbungen und Auftreibungen der Radialschläuche zur Grundlage dienen, finden sich bei den entlegensten Gruppen.

Je weiter wir nun in den Stadien der Medusenontogenie zur fertigen Schwimmform fortschreiten, desto mehr treten Modifikationen der Ausgestaltung des Baues auf. Die Vierzahl der radialen Tentakel, die sich in vielen Gruppen, besonders bei primitiven Arten oder als Larvenmerkmal findet, erfährt Abwandlungen. Die Öffnung der Velarplatte tritt zu verschiedener Zeit ein (später bei den meisten Athecaten, früher z. B. bei *Obelia*). Bei einigen Formen erfährt das Velum selbst eine völlige Reduktion (*Clavatella*, *Obelia*). Die histologische Ausbildung der Blätter und die spezielle Ausgestaltung der Organe, die Art und Verteilung der Sinnes- und Geschlechtsorgane wechselt.

Alles weist nicht auf ein Konvergieren mannigfaltiger Entwicklungsreihen nach einem Endtypus mit tetraradialem Bau hin, sondern nach der Modifikation eines ererbten gemeinsamen Medusengrundtypus in der Phylogenese der einzelnen Gruppen.

Wir müssen noch diejenigen freien Schwimmformen, welche

nicht den vollendeten Bau der Meduse besitzen, aber sich doch von den Stöcken lösen, wie *Agastra* und *Eucopella*, 2 Gonophorenformen aus der *Campanularia*-Gruppe, erwähnen. Sie entbehren völlig des Magenstiels und des Mundes und sind daher zu einem längern selbständigen Leben nicht befähigt. GOETTE faßt diese Formen als „Prämedusen“ in dem oben definierten Sinne auf. Ich glaube man wird dieser Ansicht nicht zustimmen dürfen. Da sich die Ontogenie der Vollmeduse bei den Athecaten und Thecaphoren, auch bei den Vollmedusen (*Clytia*) der *Campanularia*-Gruppe, so einheitlich darstellt, scheint es äußerst unwahrscheinlich, daß das Manubrium und die Mundöffnung mit einer Anzahl anderer Medusenorgane und die Fähigkeit einer dauernden pelagischen Sonderexistenz in der einen Gruppe erst so spät konvergent erworben wurde. Wir müssen, trotzdem eine ontogenetische Rudimentation nicht nachzuweisen ist, annehmen, daß hier eine phylogenetische Reduktion vorliegt. Außerdem zeigen auch sonst *Agastra* und *Eucopella* nicht eben primitive Charaktere. Ontogenetische Reduktion zeigen die Entodermmlamelle und die Tentakel; dieser Vorgang läßt sich nur als Ausdruck einer phylogenetischen Reduktion verstehen. Ferner setzt der Besitz statischer Organe doch eine Anpassung an dauerndes pelagisches Leben voraus, wie sie sich durch die relativ kurze Lebensfähigkeit der mundlosen Form nicht rechtfertigt. Die Reduktion der Tentakel, die doch mindestens zum Teil Fangorgane sind, erklärt sich leicht im Zusammenhang mit der Ernährungsunfähigkeit der Form.

Wir haben es also allem nach mit Formen zu tun, die von Vollmedusen abstammen, sich von ihnen hauptsächlich durch phyletische Reduktion der Manubriumanlage unterscheiden und in der Richtung nach der Aufgabe des freien Generationswechsels abgeändert sind (Textfig. Oc).

Diese Richtung der Entwicklung kommt auch darin deutlich zum Ausdruck, daß bei *Campanularia calyculata* nur ein Teil der in einer Jahresperiode erzeugten Sexualindividuen frei wird, während die andern sessil bleiben, die Geschlechtsprodukte am Stock reifen lassen und sich dadurch deutlich als noch um einen Schritt weiter reduziert zu erkennen geben. Diese Sessilität als eine Erscheinung zu bezeichnen, „die sie von der älteren *Campanularia hincsi* oder ähnlichen Formen erbten“ (GOETTE, p. 271), halte ich im Hinblick auf die Statolithenbläschen und die tatsächlichen ontogenetischen

Rückbildungsvorgänge für ganz unmöglich. Wir müssen also diese Formen als „Medusoide“ ansprechen, als Sexualindividuen, die von ihren Ahnenformen den Grundbau der Medusen, der sich bei diesen voll ausprägte, beibehielten, ihn aber in einseitiger Weise unter Reduktion gewisser Organe der dauernd freien Medusen abänderten, um sich schließlich nicht mehr vom Stocke zu lösen. Wir haben in der Art *C. calyculata* direkt den Übergang der Geschlechtsindividuen von der frei schwimmenden zur sessilen Lebensweise vor Augen.

Campanularia hincksi, die nach GOETTE'S Untersuchung, bei einer wesentlich unvollkommenen Ausbildung, doch homologe medusoide Anlagen enthält und mit *C. calyculata* darum in phylogenetischem Zusammenhang stehen muß, kann nur eine noch weiter reduzierte von sessil gewordenen Medusenahnen herstammende Form sein, da *C. calyculata* ihrerseits von Formen mit freien und weiter ausgebildeten Medusen (wie *Eucopella*) abzuleiten ist.

Wir sind damit zu den Medusoiden gekommen. Da die erst fraglichen Formen sich ihnen auch einordnen, so können wir die allgemeine morphologische Definition, die CHUX für die Medusoide gegeben hat (1896, p. 263), als allgemein berechtigt bezeichnen. Mit Recht hat wohl CHUX unter den verschiedenen Organen, die der Reduktion anheimfallen, zur Charakterisierung der Grenze zwischen Meduse und Medusoid das Vorhandensein oder den Mangel des Mundes angeführt; denn dieser Mangel ist es in der Tat, der die Existenz der Meduse als einer selbständigen Generation unmöglich macht und die Zeit des vom Stocke unabhängigen Lebens abkürzt.

Medusoide kommen in den meisten Familien, häufig in mehreren Parallelreihen innerhalb derselben, vor. Gemeinsam sind ihnen gewisse von der Meduse übernommene Organanlagen, vor allem Glockenkern und umbrellares Entoderm, Radialschläuche und ein Teil ihrer Derivate (Textfig. Ob). Sie unterscheiden sich voneinander durch den verschiedenen Umfang, in dem die Anlagen des Medusenbaues abgeändert sind. Es ist der Zeitpunkt verschieden, in dem die Abwandlung des ererbten Entwicklungsmodus einsetzt.

Am frühesten werden diejenigen Organe reduziert, welche zum Nahrungserwerb und zur freien Lebensführung nötig sind, die Tentakel, die Sinnesorgane und das Velum. Ab und zu gehen sie einen Funktionswechsel ein. Die Velarplatte verliert an Flächenaus-

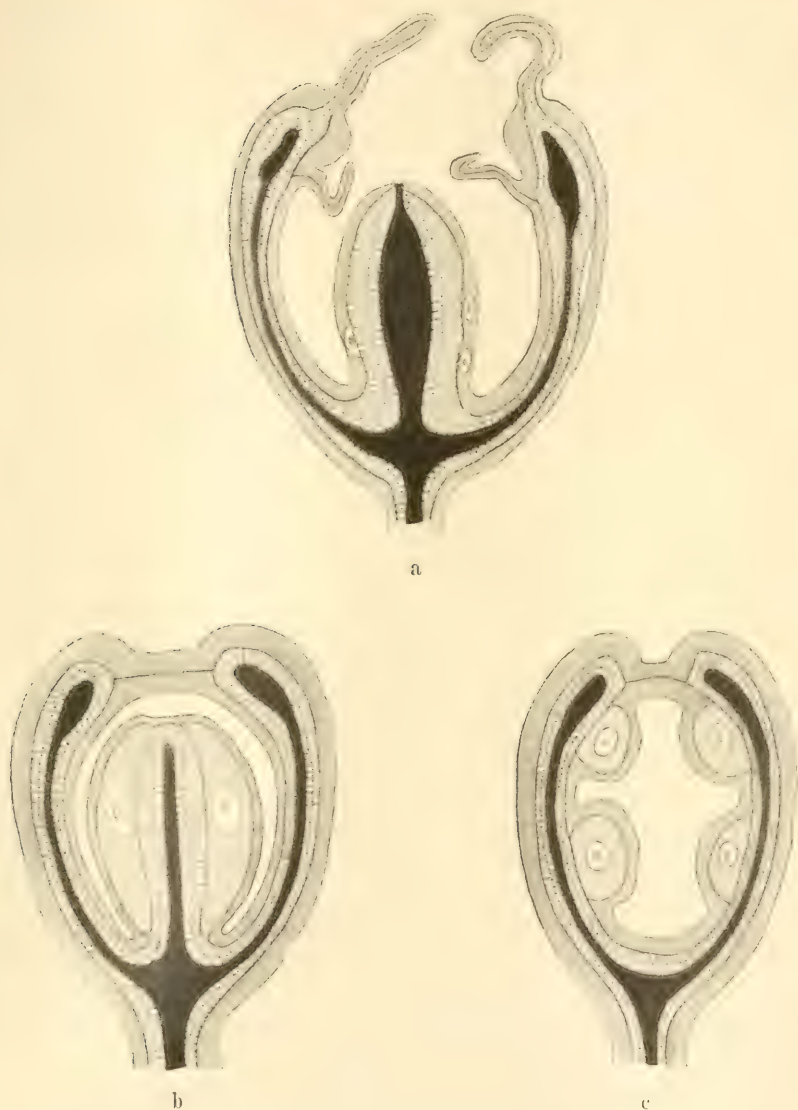


Fig. O.

Schemata zum Vergleich der Meduse und zweier Formen von eumedusoiden Gonophoren.

a Meduse (Atheccatenmeduse z. B. *Podocoryne*). b Eumedusoid mit Radialschläuchen und Manubrium (z. B. *Pennaria*, *Tubularia*). - c Eumedusoid mit Radialschläuchen ohne Manubrium (z. B. *Campanularia calyculata*, *Eucopeila*).

dehnung, sie wird auch durchbrochen; es entsteht eine von Ringmuskulatur umgebene Glockenmündung, durch welche die Sexualprodukte ein- und austreten. Dafür werden andere Merkmale neu erworben. Zunächst gehört hierher die Verfrühung der Geschlechtsreife. Die Eier differenzieren sich viel früher und reifen am Stock.

Im übrigen ist der Aufbau der medusoiden Gonophoren mannigfaltig. Die sessilen Syncorynen machen eine Entwicklung durch, die sehr weit mit der normalen Medusenentwicklung übereinstimmt. Die Pennariengonophoren schließen sich diesem Bautypus an. Eine Bildung des Ringkanals unterbleibt hier stets. Die Bedeutung der Tubulariden für unser Problem wurde schon hervorgehoben (S. 84 ff.). Hier finden wir verschiedene Stadien der progressiven Rückbildung und Abänderung von der sessil gewordenen Meduse mit Tentakelrudimenten bis zur Verminderung der Zahl der Radialschläuche auf 2 und 1. In diesen Fällen betrifft die Reduktion nicht nur nebensächliche Attribute der Meduse, sondern greift in den typischen Bau der Medusenorganisation tiefer ein. Durch die Reduktion von Radialschläuchen wird eine der Organanlagen verändert, die schon in den frühesten Stadien der normalen Medusenentwicklung auftritt und offenbar eine große phyletische Bedeutung hat. Wir sehen klar, daß sie keineswegs immer erhalten sein muß, wenn man es mit umgewandelten Abkömmlingen von Medusen zu tun hat. Leider fehlt eine eingehende vergleichendentwicklungsgeschichtliche Untersuchung der wichtigen Familie der Tubulariden.

Ganz ähnlich finden wir verschiedene Stadien der Medusenreduktion bei den Hydractiniden, wo ebenfalls zuerst Tentakel und Ringkanal verschwinden, während die Radialschläuche zunächst sich erhalten.

Im Gegensatz zu dem variablen Verhalten der entodermalen Anlagen zeigt der Glockenkern in seiner ersten Entwicklung sowohl als auch in seinem weiteren Schicksal eine große Konstanz. Bei den sessilen *Syncoryne*-Medusoiden, bei Pennariden, Tubulariden und Hydractiniden, entsteht das Innenectoderm, soweit darüber Untersuchungen vorliegen, als polare Einwucherung von Ectodermzellen und bildet alsbald eine Glockenhöhle, die später an dem in sie vorwachsenden Manubrium und in ihrem Lumen die Sexualprodukte zur Reifung und häufig die Eier zur Entwicklung bis zur Larve gelangen läßt. Da die Glockenhöhle der Bergung der Sexualprodukte dient, ist es erklärlich, daß sie sich weit regelmäßiger erhält als die entodermalen

Zwischenorgane. Durch die Konstanz dieser Organanlage wird, worauf WEISMANN schon hingewiesen hat, gerade die Bildung des Glockenkerns und seine Ausgestaltung für die Ermittlung der phylogenetischen Stellung der Gonophoren besonders wichtig und wird uns auch bei der Beurteilung der „Sporophoren“ leiten müssen.

Man kann unter den Sporophoren 2 Kategorien unterscheiden: 1. solche mit Innenectoderm oder Glockenkern, 2. solche ohne diese ectodermale Anlage. Unter den erstern stehen Formen obenan, welche eine völlig medusenartige Ausgestaltung ihres Innenectoderms zeigen. Ich untersuchte von diesem Typus *Cladocoryne* unter den Athecaten und *Gonothyraea* unter den Thecaphoren. Was die erste Anlage des Glockenkerns anlangt, so verläuft sie genau wie bei den echten Medusen der verwandten Arten. Fig. 28 zeigt völlige Übereinstimmung dieses Prozesses bei *Cladocoryne* mit *Syncoryne* (Fig. 3 ff.); das Präparat der Fig. 62 liefert den Beweis, daß bei *Gonothyraea* ♀ die Glockenkern einwucherung genau wie bei *Obelia* (Fig. 58) erfolgt. Die Bildung der Glockenhöhle und ihr Heranwachsen umgeben von einer einschichtigen Epithellage stimmt im Wesen mit der entsprechenden Entwicklung bei den Medusen überein. Verändert erscheint die Gestalt des Innenectoderms. Da in seinem Umfang die Radialschläuche fehlen, ist sein Querschnitt rund und nicht wie bei den Knospen mit Radialschläuchen in Anpassung an sie kantig. Während bei *Cladocoryne* der Glockenkern und die Glockenhöhle erheblichen Umfang annehmen (Fig. 31, 32), bleibt der ganze Glockenkern bei *Gonothyraea* ziemlich flach und enthält daher nur eine enge Glockenhöhle. Distal liegt das Dach der Glockenhöhle am Außenectoderm fest an und bildet mit ihm, wie bei den Medusen die Velarplatte, eine Mündungsplatte, die sich später in der Mitte öffnet (Fig. 31 u. 65 *gö*). Bei den Männchen von *Gonothyraea* ist die Innenectodermbildung etwas abgeändert. Hier lagern sich früh die Keimzellen als dicke Masse an der Kuppe des Gonophors unter dem Ectoderm. Es erfolgt nun keine solche Einwucherung eines voluminösen Glockenkerns, der sich in ein von hohen Zellen umgebenes Hohlgebilde umwandelt, sondern es spaltet sich von der Kuppe des Ectoderms, die mehrschichtig wird, eine ziemlich flache Ectodermlage ab, die platt über die Keimzellen abwärts wächst und beim weiteren Wachstum des Gonophors die Auskleidung des Gonophors liefert, dessen Inneres völlig vom Hoden eingenommen wird (Fig. 73, 74). Die Glockenkernbildung ist also hier im männlichen Geschlecht etwas anders als im weiblichen und bei den Medusen. Eine eigentliche

„Glockenhöhle“ nach Art der weiblichen Gonophoren von *Gonothyraea* und der *Cladocoryne*-Gonophoren wird nicht gebildet. Der Vergleich der Entwicklung der Männchen mit den weiblichen Gonophoren zeigt, daß die erstern offenbar die typische Bildung eines hohlen Innenectoderms infolge der frühen Ausbildung der Spermariananlage sekundär verloren haben. Bei *Cladocoryne* entsteht bei Männchen und Weibchen ein regelrechter Magenstiel, der sich genau wie die Manubriumanlage der Medusenknospen in die Glockenhöhle vorwölbt. In seinem ectodermalen Epithel wachsen wie bei den sessilen *Syn-corynen* die Keimzellen zu den reifen Sexualorganen heran (Fig. 31, 32, 34). Diese verdrängen in den männlichen Knospen später fast die ganze Glockenhöhle (35, 36), eine ontogenetische Reduktion, die den weiblichen Gonophoren abgeht.

Etwas anders stellt sich die Ausgestaltung des Bodens der Glockenhöhle bei *Gonothyraea* dar. Hier legen sich die zugewanderten Sexualzellen an die Basis des Glockenkerns an, und die Eier wachsen heran, die Ursamenzellen bilden ein dickes Keimzellenlager. Dann wächst beim Männchen ein einfacher, den Verhältnissen bei *Cladocoryne* durchaus entsprechender „Spadix“ in die Hodenmasse, welche den Boden der Glockenhöhle einnimmt. hinein, während sich beim weiblichen Gonophor das gastrale Entoderm in der Mitte, aber auch an den Seiten zwischen und um die Eier lappenförmig vorwölbt. Diese Unregelmäßigkeit ist aber offensichtlich eine Anpassung an die Eiernährung. Die sterilen weiblichen Gonophoren, die bei *Gonothyraea* vorkommen, zeigen, daß auch hier die Anlage für einen regelmäßigen zentralen Entodermschlauch vorhanden ist.

Die ganze Entwicklung dieser Teile beweist, daß der Glockenkern und seine Derivate, die Glockenhöhle und die distale Öffnungsplatte, dem Glockenkern, der Subumbrellarhöhle und Velarplatte der Medusen homolog sind. Der Vergleich der aufeinanderfolgenden Stadien bei den im System weit auseinanderstehenden Formen, besonders die ontogenetische Reduktion ausgehend von mehr medusenähnlichen Anfangsstadien, wie sie der Glockenkern und besonders die Glockenhöhle aufweisen, können nur als Belege dafür angesehen werden, daß sie ihre heutige Gestaltung durch eine phylogenetische Rückbildung erlangt haben.

Es bleibt nun nur noch die zwischen Glockenkern und Außenectoderm liegende einschichtige Entodermllamelle zu besprechen.

Ob in ihr bei *Gonothyraea*, wie es seit ALLMAN von mehreren Autoren, teils für weibliche Gonophoren allein, teils für beide Geschlechter, behauptet wurde, meridionale Kanäle („Radiärkanäle“) liegen können, muß dahingestellt bleiben. Bei allen Gonophoren von *Gonothyraea loreni*, die ich untersuchte, und bei denen von *Cladocoryne* sind radiäre Entodermschläuche nicht zu finden. Eine einschichtige Lamelle von entodermalen Zellen zieht vom äußern Ende des gastraln Entoderms bis zur distalen Gonophorenmündung hinauf. Diese einschichtige Lamelle entsteht durch Wucherung der Zellen an der Entodermkante, die in einer Fläche zwischen Glockenhöhlenepithel und Außenectoderm hineinwachsen. Genau so entsteht histogenetisch die einschichtige Entoderm lamelle in den Medusenknospen von den Kanten der entodermalen Radialschläuche aus. Man kann nun diese Bildung der Zwischenlamelle bei den Sporophoren als eine neue Erwerbung ansehen, durch die nach Verlust der Radialschläuche der Raum zwischen Glockenkern und Außenepithel ausgefüllt wurde. Man kann aber auch vermuten, daß sich die Anlage dieser Entoderm lamelle der Sporophoren von der Bildung einschichtiger Entodermplatten bei den Medusen herleitet. Je mehr die Radialschläuche (gleichzeitig oder sukzessive) reduziert wurden, destomehr wuchert, so läßt sich hypothetisch annehmen, von ihrer ganzen distalen Kante Material zur Zwischenlamelle vor, bis schließlich, als der Außenrand des gastraln Entoderm schlauchs die 4 Vorwölbungen der Radialschläuche nicht mehr trieb, er im ganzen Umfang zur Wucherungszone für die Entoderm lamelle wurde. Besonders die weitere Entwicklung von *Gonothyraea* spricht für diese Annahme. Wie bei *Obelia* geht aus der obern Kante der entodermalen Zwischenlamelle auch hier durch Verdickung und Aushöhlung ein Ringkanal hervor, der im ersten Fall die Radialschläuche verbindet, im zweiten aber, da sie fehlen, selbständig rings um den Rand der Glocke zieht. Hier wie dort wuchern entodermale Zellen der Ringkanalwand als einschichtige Tentakelachse (Entoderm säule) gegen das Ectoderm vor und bilden zahlreiche Marginaltentakel. Dieses übereinstimmende Verhalten scheint mir deutlich für eine echte Homologie, für eine phylogenetische Herleitung aus gleichem ontogenetischem Material zu sprechen. Jedenfalls läßt sich die Bildung der einfachen Zwischenlamelle der Gonophoren von *Gonothyraea* und *Cladocoryne* phylogenetisch gut an die Bildung umbrellaren Entoderms bei den Medusen anschließen.

Nach diesen Erörterungen über *Gonothyraea* und *Cladocoryne*

stellt sich *Clava* als eine Form dar, bei der die Medusenreduktion nur noch einen Schritt weiter gegangen ist. In den ersten Stadien der Entwicklung stimmen *Cladocoryne* und *Clava* durchaus überein (vgl. Fig. 28—30 u. Fig. 43, 44, 50, 51). Später jedoch gehen sie auseinander. Der Glockenkern und die Glockenhöhle werden bei *Cladocoryne* zu einer weiten, subumbrellaähnlichen Bildung, während bei *Clava* nur ein enger Sack unter der spätern Gonophorenöffnung entsteht. Während das distale Glockenhöhlenepithel mit dem Außenectoderm wie bei *Cladocoryne* in Zusammenhang bleibt, verfällt das basale Epithel, bei den Männchen soweit es nicht in die Bildung der Gonade eingeht, wie auch im wesentlichen die Glockenhöhle einer ontogenetischen Rückbildung in beiden Geschlechtern, wie sie bei *Cladocoryne*, ausgehend von einer erheblich vollkommern Stufe, nur die Männchen zeigen.

Die vergleichende Entwicklungsgeschichte fordert jedenfalls, daß wir die Sporophoren von dem Bau und der Entwicklung, wie sie *Gonothyraea*, *Cladocoryne* und *Cara squamata* aufweisen, als weiter rückgebildete Abkömmlinge von sessil gewordenen Medusoiden auffassen. Wir müssen ihnen auch „medusoiden“ Charakter zusprechen. Um die weniger reduzierten Formen, die noch Radial-



Fig. P.

Medusoide Gonophoren mit Glockenkern und einfacher Entodermhlamelle:
Cryptomedusoide.

a mit ausgebildeter Glockenhöhle (z. B. *Cladocoryne*, etwa auch *Gonothyraea*).
b mit rudimentärer Glockenhöhle (z. B. *Clava squamata*).

schläuche im Umfang einer wohlausgebildeten Glockenhöhle oder auch noch weitere Medusenorgane besitzen, von solchen weiter rückgebildeten Formen mit einfacher Entoderm lamelle zu unterscheiden, möchte ich die erstern als „Eumedusoide“, die letztern als „Cryptomedusoide“ bezeichnen (vgl. Textfig. P).¹⁾

Bei diesen Gonophorenformen (mit Ausnahme von *Gonothyraca* 3) bildet sich das Innenectoderm durch eine polare Einwucherung weniger Zellen, die sich alsbald zum Glockenkern mit seiner Glockenhöhle zusammenschließen. Zwischen dieser Anlage und dem Außenectoderm wird umbrellares Entoderm vom gastraln Entoderm aus vorgeschoben. Bei einer Anzahl anderer Gonophoren fehlt zunächst völlig die entodermale Zwischenschicht. Es wird zwar ein Innenectoderm („Parectoderm“ GOETTE) gebildet, und bei manchen Formen höhlt es sich auch aus, so nach GOETTE'S Untersuchungen bei *Sertularia argentea*; aber es unterscheidet sich doch wesentlich von dem Glockenkern der Medusen, Eumedusoide und Cryptomedusoide.

Schon die Bildung des Innenectoderms erscheint hier als eine mehr oder weniger ausgedehnte Abspaltung einer tiefern Lage von einem mehrschichtigen Epithel, im Gegensatz zu der lokalisierten Einwucherung der bisher behandelten Knospen. Ebenso ist das weitere Schicksal von dem des Glockenkerns sehr verschieden.

Als Beispiel mag uns *Laomedea flexuosa* dienen, bei welcher das Innenectoderm als einschichtige untere Lage sich von der mehrschichtigen Knospenkuppe ablöst (Fig. 80, 81). Nicht gebunden durch eine seinen Umfang einnehmende Entoderm lamelle dehnt es sich flächig über das Ei aus (Fig. 82), um nach kurzer Zeit der völligen Rückbildung zu verfallen (Fig. 83, 84, Textfig. Qa). Bei andern Arten (nach GOETTE *Plumularia echinulata*, *Pl. setacea*, *Diphysia fallax*) löst sich das basal vom Ectoderm abgespaltene Material in ein lockeres Füllgewebe um die Eier auf. Ist auch dieses Innenectoderm noch als Homologon des Glockenkerns zu betrachten? Ist es eine noch weiter fortgeschrittene Umbildung der ursprünglichen Innenectodermanlage der Medusen oder ist es eine davon völlig unabhängige Bildung? Es fragt sich, ob diese Gonophoren auch noch „medusoid“ im allgemeinsten Sinne sind, ob sie Umwand-

1) Gegen den von BONNEVIE vorgeschlagenen Terminus „pseudomedusoid“ habe ich das Bedenken, daß er dem Sinne nicht entspricht, da diese Gonophoren den Medusenbau nicht „vortäuschen“ sondern „verbergen“.

lungen von ursprünglich zu Medusen sich entwickelnden Vorfahrenformen sind, bei denen die Abänderung des Entwicklungsverlaufs bis in die frühesten Stadien der Ontogenese vorgedrungen ist. Nach der im ersten Abschnitt des vergleichenden Teiles gegebenen Erörterung müssen wir sicher annehmen, daß die mit *Obelia* und *Gonothyræa* nahe verwandte *Laomedea* von Formen abstammt, die Medusen resp. Medusoide produzierten. Da nun die Knospen an einem Blastostyl in ganz gleicher Weise wie dort entstehen, so ist es auch sicher, daß die Sexualknospen von *Laomedea* nicht Neuerwerbungen der Art sind, sondern ihre heutige Gestalt einer veränderten Ausbildung der Knospung jener Formen verdanken. Da wir ferner häufig in der Tierreihe derartige Abblätterungsprozesse und Einwucherungen bei verwandten Tieren bei der Bildung entsprechender Anlagen sich vertreten sehen, so ist die Annahme berechtigt, daß die Innenectodermbildung bei *Laomedea* ein modifizierter Glockenkernbildungsvorgang ist. Einen vollen Beweis gibt uns endlich der Vergleich mit *Gonothyræa*, wo bei den weiblichen Gonophoren die Glockenkernbildung ganz typisch verläuft, während sie bei den Männchen in einer *Laomedea* ähnlichen Weise abgeändert ist; an der Homologie der beiden Prozesse dort wird niemand zweifeln. Die frühe ontogenetische Rückbildung der flachen Innenectodermplatte scheint auch darauf hinzuweisen, daß sie eine wichtige Aufgabe nicht mehr erfüllt und der Rest einer früher bedeutsamern Bildung ist. Obgleich der Bau des fertigen Gonophors keine Spur mehr davon zeigt, erweist die vergleichende Entwicklungsgeschichte, daß wir es hier auch mit Medusoiden zu tun haben, die ich der Kürze halber als „Heteromedusoide“ bezeichne.

Bei den erwähnten Sertulariden und Plumulariden wird aus dem Innenectoderm ein Füllgewebe für die Sexualorgane. Ich gehe auf jene Gruppen auch hier nicht näher ein. Daß die „Reihen“, in welche sich die Gonophorentypen hier einordnen lassen, keine progressiven sind, wie GOETTE meinte, unterliegt wohl keinem Zweifel mehr, wenn man die systematische Stellung der Formen und ihre Entwicklung, besonders auch die durch M^{me} S. MOTZ-KOSSOWSKA (1907—1908) neu bekannt gewordenen Gonophorentypen von *Plumularia obliqua* SAUNDERS und *Sertularia operculata* L. berücksichtigt, die auf dem Stadium von Cryptomedusoiden stehen geblieben sind, wenn man sie nicht gar den Eumedusoiden zuzählen muß. Wir finden somit auch unter den Sertulariden und Plumulariden eine regressive Metamorphose, die von medusenähnlichen Formen mit wohlent-

wickelter Glockenhöhle zu einfachen Knospen mit atypischem Innenectoderm hinführt.

Wir kommen nun zu Gonophoren, die nur eine Ausstülpung der Körperwand mit ihren beiden Blättern darstellen (z. B. *Gymnogonos*, Textfig. II u. Qb). In einem der Epithelblätter oder zwischen beiden liegen in einer einfachsten Knospe die Geschlechtsorgane. BONNEVIE hat für solche Gonophoren die Bezeichnung „styloide“ Gonophoren vorgeschlagen, die ich hier auch verwenden werde.



Fig. Q.

a Gonophor mit Innenectoderm ohne Entoderm lamelle = heteromedusoides Gonophor; Innenectoderm solide (*Laomedea flexuosa*). b styloides Gonophor, einfache Ausstülpung aus Ectoderm und Entoderm (z. B. *Gymnogonos*, *Eodendrium*).

Die phylogenetische Stellung der einfach zweiblättrigen Sporophoren zu ermitteln, bietet viel größere Schwierigkeiten, als wir sie bei den andern Arten finden; denn die vergleichende Entwicklungsgeschichte scheint uns im Stiche zu lassen. Es werden keinerlei Organe mehr gebildet, die eine Anknüpfung an ontogenetische Stadien der Meduse gestatten. Und doch, glaube ich, werden uns für viele Formen genügend Momente zur Verfügung stehen, festzustellen, ob wir es auch hier noch mit Formen zu tun haben, die völlig reduziert sind und nur noch das allererste Stadium der Medusenknospung beibehalten haben: die Vorstülpung der zweiblättrigen Anlage der Knospe.

Daß zunächst eine scharfe Scheidung zwischen Sporophoren mit Innenectoderm und Sporophoren ohne jede Spur eines solchen nicht den tatsächlichen Verhältnissen entspricht, zeigt die eine Art *Laomedea flexuosa*.

Während die Gonophoren weiblichen Geschlechts ein Innenectoderm ausbilden, fehlt es den männlichen Keimträgern vollkommen. So kennen wir also bei den Thecaphoren einfach zweiblättrige Sexualknospen, die sicher Gonophoren mit Innenectoderm homolog zu setzen sind und von ihrem Typus durch Verlust der Innenectodermbildung abzuleiten sind.

Wie bei andern Formen sich männliche und weibliche Gonophoren durch einen verschiedenen Grad der ontogenetischen und phylogenetischen Reduktion unterscheiden (*Cladocoryne*, *Gonothyraea*), haben wir in *Laomedea flexuosa* einen Fall vor uns, in dem die männlichen Gonophoren eine weitere Stufe phylogenetischer Rückbildung darstellen als die weiblichen, indem bei ihnen eine Anlage gar nicht mehr gebildet wird, welche bei den weiblichen noch entsteht, aber im Verlauf der Ontogenese wieder rückgebildet wird.

Was uns veranlaßt, die weiblichen und männlichen Gonophoren von *Laomedea* als homolog anzusehen, ist außer ihrem Vorkommen bei einer und derselben Art die durchaus übereinstimmende Art ihrer Entstehung in gleichen Gonangien und von gleichen Mutterindividuen (Blastostylen) aus.

Solche Merkmale müssen uns auch bei der Entscheidung über den morphologischen Wert der einfachsten Gonophorenformen anderer Arten leiten. Die Art der Entstehung an einem Polypen oder Polypoid und die Art und Entstehung dieses ihres Blastostyls können uns häufig Hinweise geben auf die mutmaßliche Abstammung der Sexualknospen. So glaube ich, wird das Vorwachsen der einfachen Gonophoren von *Dicoryne* in einem dicht gedrängten Kranze um den Körper des Hydranthen nicht für GOETTE's Annahme sprechen, daß die Sexualknospen von *Dicoryne* Hydranthenknospen sind, welche durch ihre Spezialisierung als Keimträger ihren Polypenbau nicht voll erreichen. In dieser Masse und an dieser Stelle entstehen nie Polypenknospen, bei vielen verwandten Arten aber Medusenknospen. So sind jedenfalls die hier entstehenden Sporophoren auf eine Modifikation der ursprünglich zu Medusen führenden Gonophorenknospen aufzufassen.

Die Sexualknospen von *Coryne*, *Gymnogonos*, *Eudendrium* entstehen ebenfalls an einem für Gonophorenknospen gewohnten Platze. Und obgleich auch von der ursprünglichen Entwicklung in medusoider Richtung nichts mehr zu beobachten ist, ist es doch danach wahrscheinlich, daß sie abseits stehende Weiterbil-

dungen bis in sehr frühe Knospenstadien reduzierter Gonophoren medusoider Abkunft sind. Sicher ausschließen läßt sich allerdings die Möglichkeit nicht, daß sie Neubildungen von Organwert sind, die nach völligem Verlust der Produktion medusoider Gonophoren erworben wurden. Aber die positiven Ergebnisse bei andern Arten sprechen viel mehr zugunsten der ersten Anschauung.

Wir kennen auch Arten, bei denen die Ausfaltung von Gonophorenknospen überhaupt unterbleibt und ein einem Stockhydranthen gleichwertiges Individuum die Sexualprodukte in seiner Wand reifen läßt. Das ist der Fall bei den in den Gonotheken von manchen Sertulariden und Plumulariden geborgenen Keimträgern. Sie sind ihrer ganzen Entstehung nach den Blastostylen von *Obelia*, *Gonothyraca* und *Laomedea* homolog. WEISMANN hat zuerst bei *Sertularella polyzonias* nachgewiesen, daß „ein eigentliches Gonophor im Sinne einer morphologischen Individualität hier nicht vorkommt, daß vielmehr das Blastostyl selbst die Geschlechtsprodukte enthält und zur Reife bringt“ (1883, p. 166). Es ist dies das äußerste Extrem von Gonophorenreduktion, das wir kennen.

Es ist möglich, daß auch bei den Athecaten Arten vorhanden sind, bei denen die Bildung von Sexualknospen völlig in Wegfall gekommen ist. Es kommen hier diejenigen Formen in Frage, deren Gonophoren durch ihre Entwicklungsgeschichte keinen Hinweis auf medusoide Vorfahren geben und deren Stellung im Stockganzen auch keinen sichern Schluß zuläßt. Für *Corydendrium*, *Cordylophora*, *Bimeria* muß die Frage offen bleiben, ob es sich um eine Umbildung eines extremen Reduktionstypus handelt oder ob nach dem völligen Verlust der alten Sexualindividuen eine Polypenknospe die Rolle des Keimträgers übernommen hat und damit die Reifung der Geschlechtszellen auf die ursprünglich die Sexualindividuen produzierende Individualität, auf die vorangehende „Generation“, zurückgeschoben wurde. Auch diese Möglichkeiten ordnen sich durchaus in das einheitliche Bild ein, das die Phylogenese der Hydromedusen, speziell ihrer Gonophorenformen, bietet, wenn man als Ausgangspunkt die Meduse annimmt. An Stelle der von GOETTE angenommenen rätselhaften Konvergenz, die in kleinen und kleinsten Gruppen aus einer Fülle von verschiedenartigen einfachen Gonophorenformen, die in verschiedenster Weise in der Kolonie entstehen, immer wieder zu so ähnlichen Medusen hinaufführt,

tritt der verständliche Prozeß der Rückbildung gleichartiger komplizierter Bildungen auf Grund einer in verschiedenem Umfang erfolgenden Abkürzung und Umbildung der Ontogenese.

Wenn wir die verschiedenen Typen der Rückbildung der Medusenorganisation in den vielen verschiedenen Gonophorenformen überblicken, so sehen wir keine einheitliche Reihe von Reduktionsstufen vor uns. Auf verschiedenste Art und Weise wurde die Rück- und Umbildung der Medusenontogenie in den einzelnen Verwandtschaftsgruppen in Angriff genommen und durchgeführt. Nicht nur der Grad, sondern auch die Art der Rückbildung ist ganz verschieden. Bald ist mehr der Glockenkern (*Gonothyraea* ♂), bald die Entoderm lamelle (*Campanularia calyculata*, *Camp. hincksi*), bald die Radialschläuche (*Cladocoryne*, *Gonothyraea* und viele andere), bald das Manubrium (*Eucopeella* usw.) vorwiegend reduziert. Bei verschiedenen Arten erhalten sich einzelne Organanlagen länger als andere, die wieder bei andern Formen ausdauern (vgl. Tentakel und Ringkanal bei *Gonothyraea* im Gegensatz zu Eumedusoiden wie *Tubularia*). Dadurch wird die Einordnung in bestimmte Reduktionstypen naturgemäß nie scharfe Scheidungen machen können. Trotz dieser allgemeinen Divergenz der Gonophorenformen von dem gemeinsamen Ausgangspunkt der Meduse aus finden wir häufig in weit getrennten Gruppen sehr ähnliche Bildungen medusoider Gonophoren. Doch ist dies keine problematische Konvergenz, da das Ausgangsmaterial ihrer Entstehung, die Stadien der Medusenontogenese, ihr gemeinsames Erbgut ist. Die Ursachen können wir allerdings zurzeit nicht übersehen, weshalb oft nahe verwandte Arten zum Teil die Bildung freier Medusen beibehalten haben, während andere sie aufgaben und die Sexualprodukte am Stock reifen und meist auch die Eier sich unter seinem Schutze zu Schwimmlarven entwickeln lassen.

In wichtigem Zusammenhang mit der Reduktion und Umbildung der Medusenentwicklung steht sicher die Verschiedenheit und Verschiebung des Ortes der Keimzellendifferenzierung bei den Hydroiden. WEISMANN hat zum erstenmal die bedeutsame Beziehung zwischen der Phylogenese der Gonophorenformen und der „Keimstätteverschiebung“ hervorgehoben. Der Kernpunkt der WEISMANNschen Ausführungen erweist sich auch heute noch als richtig. Wie die Medusen die ursprünglichen Keimträger der heutigen Hydromedusen-Familien sind, die vom Stocke losgelöst geschlechtsreif werden, so ist auch die Keimbildung in ihnen oder ihren Knospen,

also in der freiwerdenden „Geschlechtsgeneration“ („blastogone Keimbildung“ WEISMANN), als die ursprüngliche anzusehen. Mit der Medusenrückbildung geht eine Rückwärtsverschiebung der Keimzellendifferenzierung einher, die sich in einer zeitlichen Verschiebung in die ersten Knospungsstadien und einer örtlichen Verschiebung im Knospungsverband (Ausdehnung resp. Verlagerung in das Blastostyl und weiter zurück = „cönogone Keimbildung“ WEISMANN) äußert. Häufig ist sie im weiblichen Geschlecht auffallend anders als im männlichen. Sicherlich bestehen kausale und finale Beziehungen zwischen der Verfrühung der Keimzellendifferenzierung und der Rückbildung der Ontogenese. Auf ihre theoretische Diskussion soll hier nicht eingegangen werden.

Fassen wir die Resultate der vorliegenden Untersuchung für die Phylogenese der Hydroiden kurz zusammen, so kommen wir zu den Sätzen:

Die vergleichende Morphologie der ganzen Stücke, welche Gonophoren erzeugen, wie auch die vergleichende Entwicklungsgeschichte der Gonophorenformen führt zu dem Schluß, daß die Phylogenese der Athecaten und Thecaphoren von Formen ausgegangen ist, welche bereits einen „Generationswechsel“ zwischen Knospen erzeugenden festsitzenden Polypen und freischwimmenden Geschlechtstieren besaßen. Diesen war der allgemeine Aufbau und die typische Ontogenese der Meduse bereits eigen. Wahrscheinlich ist auch der vierstrahlige Bau, der sich bei Athecaten und Thecaphoren als Ausgangspunkt verschiedener Reihen findet, von den gemeinsamen Urformen übernommen.

Die typischen Stadien der Medusenentwicklung sind:
 1. die Bildung des ectodermalen Glockenkerns (Subumbrellaranlage) und der entodermalen Radialschläuche (Anlage des umbrellaren Entoderms);
 2. die Bildung der Velarplatte von dem Dach der Glockenhöhle und dem distalen Außenectoderm, die Bildung des Manubriums, das Auswachsen der einschichtigen Entodermllamelle (Umbrellarplatten) von den Kanten der Radialschläuche und die Anlage des ihre distalen Enden verbindenden Ringkanals; 3. die Bildung von Randwülsten und Tentakeln, der Durchbruch des Velums.

In den verschiedensten Gruppen hat eine Reduktion von freischwimmenden Medusen stattgefunden; die eine freie

Lebensführung ermöglichenden Organe schwanden in verschiedenem Umfang, und die Knospen wurden dauernd sessil.

Den Medusoiden ersten Grades, den „Eumedusoiden“, ist der Besitz des Glockenkerns und der Glockenhöhle sowie der Radialschläuche und eines Teils ihrer Derivate gemeinsam. Der Umfang der Anlage und spätern Reduktion dieser Teile ist verschieden.

An sie schließen sich „cryptomedusoide“ Formen an, die einen typischen Glockenkern mit Glockenhöhle und ein einschichtiges umbrellares Entoderm besitzen. Dann führt die Reduktion weiter zu Formen, welche nur noch ein Innenectoderm, einen atypischen Glockenkern, aber keine Entoderm lamelle mehr besitzen („Heteromedusoide“). Auch das Innenectoderm kann reduziert werden, und es entstehen dann einfache zweiblättrige Sexualknospen (styloide Gonophoren).

Weitaus die Mehrzahl der bei den Hydromedusen vorkommenden Gonophorenformen, die nicht mehr durch ihren ganzen Bau ohne weiteres sich als sessil gewordene Medusen bekunden, sind dennoch nach den vergleichend-morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Ergebnissen als medusoide Formen, als Rückbildungen zu bezeichnen.

Von einigen wenigen Keimträgern ist es zweifelhaft, ob sie Abkömmlinge sehr stark reduzierter Gonophorenknospen (Medusoidknospen) oder abgeänderte Polypenknospen sind, die nach Verlust der Bildung der phylogenetisch ursprünglichen Sexualindividuen die Ausbildung der Sexualorgane übernahmen, oder aber Neubildungen von Organwert an einem Polypen der Kolonie darstellen. Jedenfalls ist aber bei allen innerhalb der Hydromedusen-Familien stehenden Arten, die nicht in einem Generationswechsel mit freien Medusen stehen, dieses Verhalten durch eine phylogenetische Rückbildung der Medusenknospung zustande gekommen.

Freiburg i. B., Dezember 1909.

Literaturverzeichnis.

- AGASSIZ, 1860—1862, Contributions to the natural history of the United States of America, Boston, Vol. 3, 4.
- ALLMAN, 1871—1872, A monograph of the gymnoblastic or tubularian Hydroids, London, RAY Soc.
- BILLARD, A., 1904, Contribution à l'étude des Hydroides, in: Ann. Sc. nat. (8), Zool., Vol. 20.
- VAN BENEDEN, E., 1874, De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire, in: Bull. Acad. Belg. (2), Vol. 37.
- BONNEVIE, K., 1898, Zur Systematik der Hydroiden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 58.
- , 1899, Hydroida, Norske Nordhavs Exp., Christiania 1876—1878.
- BROCH, HJ., 1905, Nordsee-Hydroiden, von dem norwegischen Fischereidampfer „Michael Sars“ in den Jahren 1903—1904 gesammelt, nebst Bemerkungen über die Systematik der thekaphoren Hydroiden, in: Bergen Mus. Aarbog, 1905, No. 6.
- BUNTING, 1894, The origin of the sex-cells in Hydractinia and Podocoryne, and the development of Hydractinia, in: Journ. Morphol., Vol. 9.
- CAVOLINI, 1813, Über Pflanzentiere des Mittelmeers. Übersetzt von SPRENGEL.
- CHUN, 1894—1902, Coelenterata, in: BRONN, Class. Ordn. Thierreich, Vol. 2, Abt. 2.
- CIAMICIAN, 1878, Zur Frage über die Entstehung der Geschlechtsstoffe bei den Hydroiden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 30, 1878.
- , 1879, Über den feineren Bau und die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum, ibid., Vol. 32, 1879.
- CLAUS, 1878, Über Halistemma tergestinum, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 1.

- FRAIPONT, 1879—1880, Recherches sur l'organisation histologique et le développement de la *Campanularia angulata*, in: Arch. zool. exp., Vol. 8.
- GEGENBAUR, C., 1854, Zur Lehre vom Generationswechsel und der Fortpflanzung bei Medusen und Polypen, Würzburg.
- , 1857, Versuch eines Systems der Medusen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 8.
- , 1859, Grundzüge der vergleichenden Anatomie.
- , 1878, Grundriß der vergleichenden Anatomie.
- GIARD, 1899, Sur l'étologie du *Campanularia calyculata* HINCKS, in: CR. Soc. Biol. Paris [10], Vol. 5.
- GOETTE, 1904, Über die Entwicklung der Hydromedusen, in: Zool. Anz., Vol. 27.
- , 1907, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 87.
- GROBEN, 1875, Über *Podocoryne carnea*, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 2.
- HADŽI, 1909a, Die Entstehung der Knospe bei *Hydra*, *ibid.*, Vol. 18.
- , 1909b, Bemerkungen zur Onto- und Phylogenie der Hydromedusen, in: Zool. Anz., Vol. 35.
- HAECKEL, 1879, Das System der Medusen.
- HAMANN, 1882, Der Organismus der Hydroidpolypen, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 15.
- , 1883, Beiträge zur Kenntnis der Medusen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 38.
- HARM, 1903, Die Entwicklungsgeschichte von *Clava squamata*, *ibid.*, Vol. 73.
- HARTLAUB, 1885, Beobachtungen über die Entstehung der Sexualzellen bei *Obelia*, *ibid.*, Vol. 41.
- , 1896, Die Coelenteraten Helgolands, in: Wiss. Meeresuntersuch. (N. F.), Vol. 1.
- , 1897, Die Hydromedusen Helgolands, *ibid.* (N. F.), Vol. 2.
- HERTWIG, O. und R., 1878, Der Organismus der Medusen, Jena.
- HINCKS, 1868, A history of the British Hydroid zoophytes, London.
- HUXLEY, 1878, Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Tiere, Deutsche Ausgabe von J. W. SPENGEL.
- ISHIKAWA, 1888, Über die Herkunft der weiblichen Geschlechtszellen bei *Podocoryne carnea*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 47.
- V. KOCH, 1873, Vorläufige Mitteilungen über Coelenteraten, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 7.
- KÜHN, A., 1909, Sproßwachstum und Polypenknospung bei den Thecaphoren, in: Zool. Jahrb., Vol. 28, Anat.
- V. LENDENFELD, 1883, Über Coelenteraten der Südsee. IV. *Eucopella campanularia* n. g., in: Z. wiss. Zool., Vol. 38.

- LEVINSEN, 1893, Meduser, Ctenophorer og Hydroider fra Grönlands Vestkyst tilligemed Bemærkninger om Hydroidernes Systematik, Kjöbenhavn.
- LOVÉN, 1837, Beitrag zur Kenntnis der Gattungen Campanularia und Syncoryne, in: Arch. Naturg., 1837, Bd. 1.
- MERESCHKOWSKY, 1878, Studies of the Hydroidea, in: Ann. Mag. nat. Hist., 1878.
- MOTZ-KOSSOWSKA, 1905, Contribution à la connaissance des Hydraires de la Méditerranée occidentale. 1. Hydraires gymnoblastiques, in: Arch. Zool. Expér. (4), Vol. 3.
- , 1907—1908, Sur les gonophores de Plumularia obliqua SAUNDERS et Sertularia operculata L., ibid. (4), Vol. 7, Notes p. CXIV—CXVIII.
- DU PLESSIS, 1881, Observations sur la Cladocoryne floconeuse, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 2.
- SCHNEIDER, K. C., 1898, Hydropolypen von Rovigno, nebst Übersicht über das System der Hydropolypen im Allgemeinen, in: Zool. Jahrb., Vol. 10, Syst.
- SCHULZE, FR. E., 1873, Über den Bau von Syncoryne Sarsii LOVÉN und der zugehörigen Meduse Sarsia tubulosa LESSON, Leipzig.
- STECHOW, 1908, Beiträge zur Kenntnis von Branchiocerianthus imperator ALLMAN, München.
- , 1909, Hydroidpolypen der japanischen Ostküste. I. Teil. Athecata und Plumularidae, in: Abh. Bayr. Akad. Wiss., math.-phys. Kl., Suppl. 1, Abh. 6.
- STEENSTRUP, 1842, Über den Generationswechsel. Übersetzt von LORENZEN.
- THALLWITZ, 1885, Über die Entwicklung der männlichen Keimzellen bei den Hydroiden, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 18.
- TORREY, 1902, Hydroida of the Pacific coast of North America, in: Univ. California Publicat., Zool., 1902.
- DE VARENNE, 1882, Recherches sur la reproduction des polypes hydraires, in: Arch. Zool. expér., Vol. 2.
- WEISMANN, 1880, Zur Frage nach dem Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydroiden, in: Zool. Anz., Jg. 2.
- , 1883, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen, Jena.
- WULFERT, 1902, Die Embryonalentwicklung von Gonothyraea loveni ALLM., in: Z. wiss. Zool., Vol. 71.

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren sind alle mit Hilfe des ABBE'schen Zeichenapparats auf Objekttischhöhe gezeichnet. Die Linsenzusammenstellung ist bei den Einzelfiguren angegeben. Es bezeichnet Ob. achromatische Objektive, A. Ob. Apochromate von ZEISS (Z.) oder LEITZ (L.). Einfache Okulare (Ok.) oder Kompensationsokulare (K. Ok.) den Objektiven entsprechend.

ae Außenectoderm
 bl Blastostyl
 ee Ectoderm
 en Entoderm
 entl Entoderm lamelle
 ex Excretionszellen
 gf Gastralfalten
 gh Gastralhöhle
 gl Glockenkern
 glh Glockenhöhle
 gö Gonophorenöffnung
 go Gonade
 iec Innenectoderm
 if Interradialfalten
 kz Keimzellen

mb Manubrium
 nk Nesselkapseln
 nkz Nesselkapselbildungszellen
 öp Öffnungsplatte
 p Periderm
 r Radialschläuche (Radialkanäle)
 rf Randfalte (Umschlagsrand) von der Spadixwand in die Innenwand der Radialschläuche
 ri Ringkanal
 rw, rcl Randwülste, Randwulstlumen
 sp Spadix, Spadixplatte
 tk Tentakelknospen
 vp Velarplatte

Fig. 1—21. *Syncorpyne sarsii*.

Tafel 4.

Fig. 1. Erste Vorwölbung der zweiblättrigen Gonophorenknospe.
 Z. Ob. $\frac{1}{12}$, Ok. I.

Fig. 2. Querschnitt durch eine junge Knospe unmittelbar unter der Spitze. *rr* die radialen Rinnen, die sich distal in die Radialschläuche fortsetzen. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, Ok. I.

Fig. 3. Längsschnitt durch eine junge Knospe mit beginnender Glockenkernbildung, Wucherung der Zellen an der Kuppe. *r* radiale Vorwölbungen des Gastrallumens. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, Ok. I.

Fig. 4. Querschnitt durch die Spitze des Entoderms einer jungen Knospe im Beginn der Vorwölbung der Radialschläuche; in der Mitte zwischen ihnen die Spadixplatte (*sp*). Z. Ob. $\frac{1}{12}$, Ok. I.

Fig. 5. Längsschnitt durch ein fortgeschrittenes Glockenkernstadium. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, Ok. I.

Fig. 6. Einsenkung des Glockenkerns. Auftreten eines kleinen Spalt-
raums zwischen Innenzellen und Außenectoderm. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, Ok. I.

Fig. 7. Interradialer Schnitt durch eine Knospe, in der sich die Glockenkernanlage schon völlig vom Außenectoderm getrennt hat. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, Ok. I.

Fig. 8. Radialer Schnitt durch eine Knospe gleichen Alters wie Fig. 7. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, Ok. I.

Fig. 9. Weiter herangewachsene Knospe im Längsschnitt. Durch Wucherung der Glockenkernzellen schließt sich die Glockenhöhle. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, Ok. I.

Fig. 10. Interradialer Längsschnitt durch eine Medusenknospe mit erweiterter Glockenhöhle. L. Ob. 7, Ok. I.

Fig. 11. Radialer Schnitt durch eine Medusenknospe etwa gleichen Alters wie Fig. 10. L. Ob. 7, Ok. I.

Fig. 12. Querschnitt durch eine Medusenknospe etwa gleichen Alters wie Fig. 10 und 11. L. Ob. 7, Ok. I.

Fig. 13. Querschnitt (etwas schief) durch eine Medusenknospe etwa gleichen Alters wie Fig. 12 etc. in der Höhe der Wurzeln der Radialschläuche. Auf der linken Seite ist der Übergang der Interradialfalten (*if*) in den Umschlagsrand (*r'*) der Innenwand des Radialschlauchs in die Wand des Spadix (*sp*) getroffen, auf der gegenüberliegenden Seite die darunter liegende Region. L. Ob. 7, Ok. I.

Fig. 14. Radialer Längsschnitt durch eine Medusenknospe im Stadium der Bildung der Randwülste, des Manubriums etc. Am Stiel der Knospe eine junge Anlage (*kn*). L. Ob. 7, Ok. I.

Tafel 5.

Fig. 15. Querschnitt durch eine Knospe im selben Stadium wie Fig. 14. Bildung der Entoderm-lamelle. L. Ob. 7, Ok. II.

Fig. 16, 17. Vorwuchern der einschichtigen Platten von den Kanten der Radialschläuche; Partien aus 2 Querschnitten. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, C. Ok. IV.

Fig. 18. Bildung der Ringkanalanlage durch solide Vorwucherungen zwischen benachbarten Radialschläuchen am oberen Ende. Partie aus einem Querschnitt. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, C. Ok. IV.

Fig. 19. Querschnitt durch eine Medusenknospe in der Höhe der Ringkanalanlage (rechts, links etwas tiefer). L. Ob. 7, Ok. I.

Fig. 20. Querschnitt durch eine etwas ältere Knospe nach Ausbuchtung der Ringkanalanlage. L. Ob. 7, Ok. 0.

Fig. 21. Alte Medusenknospe nach Anlage der Tentakel und Öffnung des Velums. L. Ob. 6, Ok. II.

Fig. 22—27. *Coryne fruticosa*.

Fig. 23—25. Längsschnitte durch weibliche, 22, 26, 27 durch männliche Gonophoren.

Fig. 22. Jüngste Gonophorenknospe an der Basis eines älteren Gonophors; Vorstülpung der entodermalen Knospenanlage. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, Ok. II.

Fig. 23. Junge Gonophorenknospe. Beginn der Abgliederung des Gastralepithels im Knospenentoderm. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, Ok. I.

Fig. 24. Ältere Knospe; Scheidung der Hüllzellenschicht (*hz*) und der Gonadenanlage (*go*). Z. Ob. $\frac{1}{12}$, Ok. I.

Tafel 6.

Fig. 25. Herangewachsenes weibliches Gonophor. L. Ob. 5, Ok. II.

Fig. 26. Männliches Gonophor; innerhalb der Hüllschicht starke Vermehrung der Urkeimzellen. L. Ob. 7, Ok. I.

Fig. 27. Altes männliches Gonophor; der benachbarte Tentakel ist mit längsgetroffen. L. Ob. 6, Ok. I.

Fig. 28—36. *Cladocoryne floccosa*.

Fig. 28—33. Längsschnitte durch weibliche Gonophoren; 34 und 36 Längsschnitte, 35 Querschnitt durch männliche Gonophoren.

Fig. 28. Glockenkernbildung. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, Ok. I.

Fig. 29. Bildung der Entodermllamelle um den eingesunkenen, hohlen Glockenkern. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, Ok. I.

Fig. 30. Ältere Knospe. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, Ok. I.

Fig. 31. Weiter herangewachsene Knospe; Ovarialanlage (*go*). L. Ob. 7, Ok. I.

Fig. 32. Stark herangewachsene Knospe; distal Vorbereitung zur Ausbildung der Glockenmündung (*öp*). L. Ob. 7, Ok. I.

Fig. 33. Heranwachsen einer Eizelle im Gonophor unter Verbrauch der Schwesterzellen. L. Ob. 7, Ok. 0.

Fig. 34. Männliches Gonophor mittlern Alters. L. Ob. 7, Ok. I.

Tafel 7.

Fig. 35. Querschnitt durch ein männliches Gonophor mittlern Alters. L. Ob. 7, Ok. I.

Fig. 36. Altes männliches Gonophor. L. Ob. 5, Ok. I.

Fig. 37—41. *Cladonema radiatum*.

Fig. 37. Jüngste Knospe. L. Ob. 7, Ok. I.

Fig. 38a—d. Querschnitte aus einer Serie durch eine junge Knospe in aufsteigender Folge; in b geht der Schnitt links durch die Spadixplatte, in d durch die Kuppen der 4 primären Radialschläuche, die sich eben in je 2 Äste teilen. L. Ob. 6, Ok. II.

Fig. 39. Radialer Längsschnitt durch eine junge Knospe, etwas älter als Fig. 38. L. Ob. 6, Ok. II.

Fig. 40. Radialer Längsschnitt durch eine ältere Knospe. L. Ob. 6, Ok. I.

Fig. 41. Querschnitt durch eine ältere Knospe. L. Ob. 6, Ok. I.

Fig. 42—54. *Clava squamata*.

Fig. 42—49. Längsschnitte durch weibliche, Fig. 50—54 durch männliche Knospen.

Fig. 42. Vorwölbung der Knospungsregion zum „Träger“ für die Gonophorenknospen. Im Entoderm Eizellen. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, Ok. II.

Fig. 43. Junge Knospe, Glockenkernbildung. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, K. Ok. IV.

Fig. 44. Sonderung des Glockenkerns vom Ectoderm. Ausbildung der Glockenhöhle. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, K. Ok. IV.

Fig. 45. Bildung der Entodermmlamelle. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, K. Ok. IV.

Tafel 8.

Fig. 46. Junges Gonophor mit 2 Eiern. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, K. Ok. IV.

Fig. 47. Etwas älteres Gonophor mit einem Ei; die Entodermmlamelle setzt sich vom Gastralepithel ab. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, Ok. I.

Fig. 48. Älteres Gonophor mit 2 Eiern. L. Ob. 6, Ok. I.

Fig. 49. Altes Gonophor mit einem Ei. L. Ob. 6, Ok. 0.

Fig. 50. Sehr junges männliches Gonophor; Glockenkernbildung und Beginn des Vorwucherns der Entodermmlamelle. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, K. Ok. IV.

Fig. 51. Junge Knospe; Wachstum der Entodermmlamelle. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, K. Ok. IV.

Fig. 52. Ältere Knospe; Keimzellendifferenzierung im Glockenkern. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, K. Ok. IV.

Fig. 53. Ältere Knospe; Heranwachsen des Spermariums. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, Ok. I.

Fig. 54. Stark herangewachsenes Gonophor; *gs* Gastralschlauch. L. Ob. 6, Ok. II.

Fig. 55—57. *Podocoryne carnea*.

Fig. 55a—d. Querschnitte durch eine junge weibliche Knospe in aufsteigender Folge. L. Ob. 7, Ok. I.

Fig. 56. Radialer Längsschnitt durch eine herangewachsene weibliche Knospe nach Öffnung der Velarplatte. L. Ob. 7, Ok. I.

Fig. 57. Querschnitt durch die Randwülste einer ältern Meduse; *tk* Tentakelknospen. L. Ob. 7, Ok. I.

Tafel 9.

Fig. 58—61. *Obelia dichotoma*.

Fig. 58. Sehr junge Knospe nach Abspaltung des Mantels, Längsschnitt; Glockenkerneinwucherung. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, K. Ok. IV.

Fig. 59. Radialer Längsschnitt durch eine junge Knospe. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, K. Ok. IV.

Fig. 60. Querschnitt durch eine etwas ältere Knospe; *mb* Manubrium. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, K. Ok. IV.

Fig. 61. Radialer Längsschnitt durch eine ältere Knospe nach Öffnung der Glockenhöhle und Vorstülpung des Manubriums. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, Ok. I.

Fig. 62—77. *Gonothyraca loveni*.

Fig. 62—72 ♀♀, Fig. 73—77 ♂♂. Lauter Längsschnitte mit Ausnahme von Fig. 72.

Fig. 62. Sehr junge Knospe; Glockenkerneinwucherung. Z. A. Ob. $\frac{1}{5}$, K. Ok. IV.

Fig. 63. Sehr junge Knospe nach Einsenkung des Glockenkerns, Beginn der Bildung der Zwischenlamelle. Z. A. Ob. 1,5, K. Ok. IV.

Fig. 64. Etwas älteres Gonophor; Einwanderung eines Eies von der Stielseite. Z. A. Ob. 1,5, K. Ok. IV.

Fig. 65, 66. Etwas ältere Gonophoren. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, K. Ok. IV.

Fig. 67, 68. Weiter herangewachsene Gonophoren. Fig. 67 Z. Ob. $\frac{1}{12}$, Ok. I; Fig. 68 L. Ob. 7, Ok. II.

Tafel 10.

Fig. 69. Älteres Gonophor mit 2 Eiern nach Auswachsen des zentralen Entoderms. L. Ob. 7, Ok. 0.

Fig. 70. Partie vom distalen Pol der Glocke: Mündungsplatte, Ringkanal und Tentakelknospen. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, K. Ok. IV.

Fig. 71. Erwachsenes Gonophor kurz vor Verlassen des Gonangiums. L. Ob. 5, Ok. III.

Fig. 72. Querschnitt durch ein älteres Gonophor mit 2 Eiern. L. Ob. 6, Ok. I.

Fig. 73. Sehr junges männliches Gonophor. Innenectoderm (*ie*) und Entodermmlamelle (*entl*). Z. A. Ob. 1,5, K. Ok. IV.

Fig. 74. Vergrößerung des Spermariums, Vorwachsen des Gastral-schlauches. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, K. Ok. IV.

Fig. 75. Älteres Gonophor. Z. Ob. $\frac{1}{12}$, Ok. I.

Fig. 76. Altes Meconidium mit reifen Spermien, diese sind nur zum Teil eingezeichnet. L. Ob. 5, Ok. III.

Fig. 77. Längsschnitt durch ein geöffnetes Gonangium, Austritt der männlichen Meconidien. L. Ob. 3, Ok. III.

Fig. 78—88. *Laomedea flexuosa*.

Fig. 78—85 ♀♀; Fig. 86—88 ♂♂. Lauter Längsschnitte außer Fig. 84.

Fig. 78. Sehr junge Knospe; Abblätterung des Mantels, Einwandern eines Eies. L. Ob. 7, Ok. I.

Fig. 79. Junge Knospe; das Ei ist an die Spitze des Entoderm-schlauches gerückt. Ectodermkuppe zweischichtig. L. Ob. 7, Ok. I.

Tafel 11.

Fig. 80. Älteres Gonophor. Abspaltung des Innenectoderms (*iee*). L. Ob. 7, Ok. I.

Fig. 81. Ausbreitung des Innenectoderms über das Ei. L. Ob. 7, Ok. I.

Fig. 82. Rückbildung des Innenectoderms. L. Ob. 7, Ok. I.

Fig. 83. Älteres Gonophor, Ausbuchtung des Gastralentoderms um das Ei. L. Ob. 7, Ok. I.

Fig. 84. Querschnitt durch ein Gonangium; links ein altes Gonophor quergetroffen; *en'* und *en''* die beiden Lappen des Entoderms. L. Ob. 5, Ok. I.

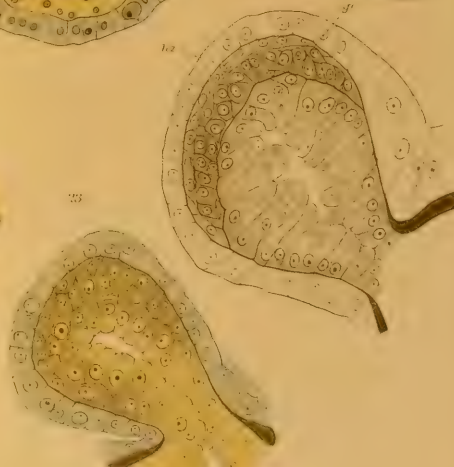
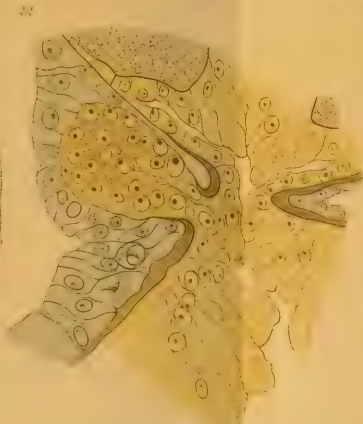
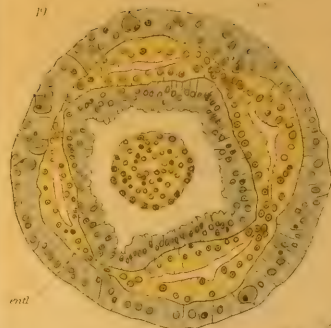
Fig. 85. Längsschnitt durch ein geöffnetes Gonangium. Die obern Eier in Embryonalentwicklung. L. Ob. 3, Ok. I.

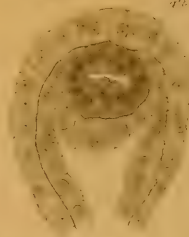
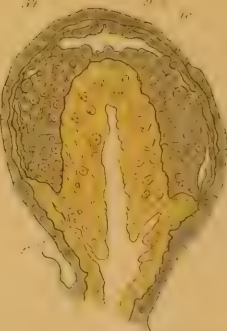
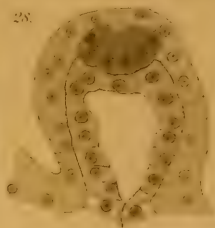
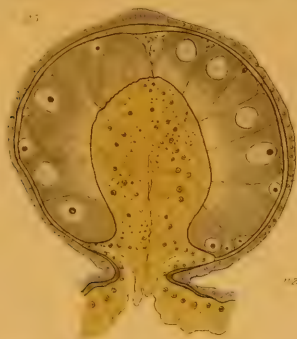
Fig. 86. Längsschnitt durch ein männliches Gonangium. L. Ob. 3, Ok. I.

Fig. 87. Sehr junge männliche Knospe. L. Ob. 7, Ok. I.

Fig. 88. Älteres männliches Gonophor. L. Ob. 7, Ok. I.

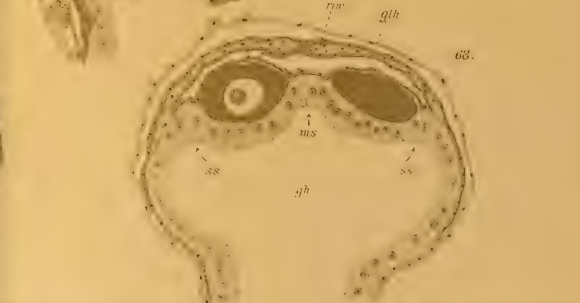
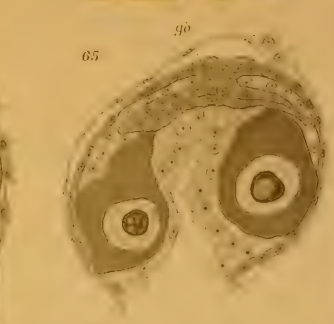
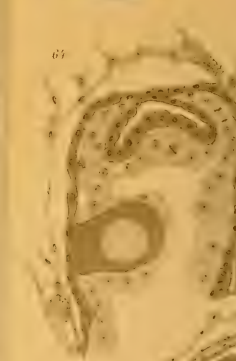
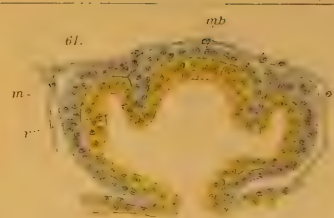
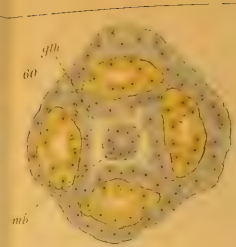
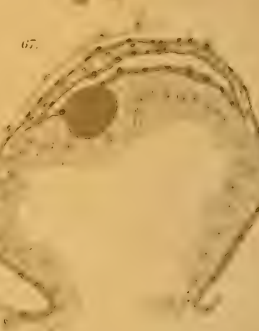
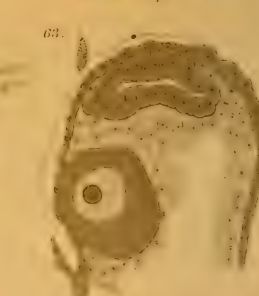
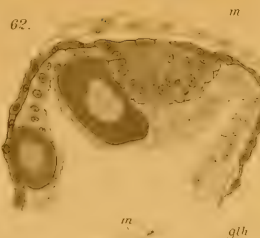
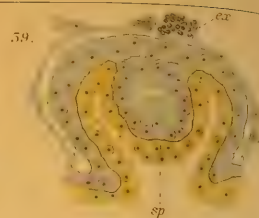
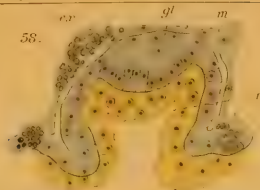


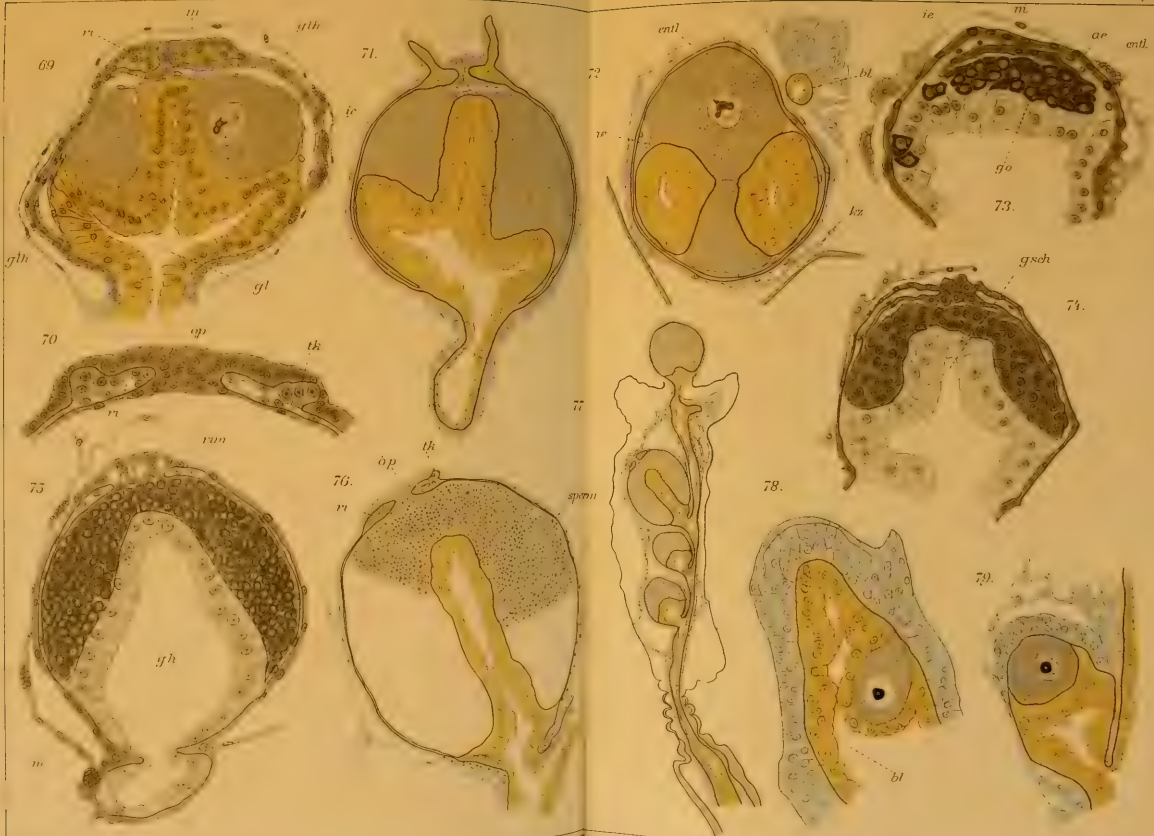












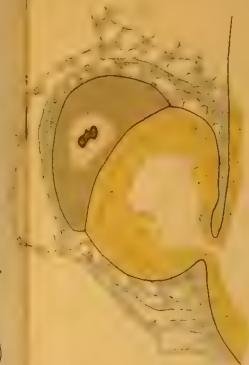
80



81



82



83



84



85



86



87



88





Nachdruck verboten.

Übersetzungsrecht vorbehalten.

Streptostylie bei Dinosauriern,
nebst Bemerkungen über die Verwandtschaft der Vögel
und Dinosaurier.

Von

Dr. J. Versluys,
Privatdozent in Gießen.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Gießen.)

Mit Tafel 12 und 25 Abbildungen im Text.

Inhalt.

	Seite
A. Über Bewegungen im Schädel bei Dinosauriern. .	177
1. Einleitende Bemerkungen	177
2. Schädel der jurassischen Theropoden	181
3. Schädelbewegungen bei Eidechsen und bei Diaptosauriern .	193
4. Schädel der triassischen Theropoden	203
5. Phylogenetische Betrachtungen über die Schädelbewegungen der Theropoden	209
6. Schädel der Sauropoden	214
7. Schädel der Prädentaten	221
B. Vergleichung der Schädelbewegungen der Vögel und Dinosaurier und Ableitung der Schädel- bewegungen der Vögel.	233
C. Einige Bemerkungen über die Verwandtschaft der Vögel und Dinosaurier	244
D. Zusammenfassung und Ergebnisse	251

Vorwort.

Der Wunsch, womöglich etwas beizutragen zur Klärung der Frage nach der Herkunft der Streptostylie und der damit verbundenen Beweglichkeit, die verschiedene Schädelabschnitte gegeneinander bei einem Teile der Sauropsiden aufweisen, hat mich zum Studium des Schädels der fossilen Reptilien geführt. Daraus ist diese Arbeit entstanden als ein Versuch, unsere Kenntnisse von der Phylogenie des Sauropsidenschädels zu vermehren.

Die meisten und wichtigsten Beobachtungen habe ich schon vor 2 Jahren während des Internationalen Zoologenkongresses in den Vereinigten Staaten von Nordamerika gemacht. Ich mußte aber die Veröffentlichung derselben aufschieben, bis ich in dieser Frage zu genügenderer Einsicht gekommen zu sein glaubte. Jetzt aber möchte ich mit dieser Arbeit nicht länger zurückhalten, weil ich sonst befürchten muß, meine schon lange vorher gemachten Notizen nicht mehr ganz richtig verarbeiten zu können. Daher veröffentliche ich sie schon jetzt, obwohl sie eigentlich einen Schlußteil meiner Untersuchungen bilden sollte, deren übrige ich noch nicht ganz abgeschlossen habe.

Für meine Untersuchung war ein Besuch mehrerer paläontologischer Sammlungen notwendig. Ohne das überaus freundliche Entgegenkommen, das ich dabei überall gefunden habe, hätte ich diese Arbeit wohl nicht durchführen können. Im National Museum in Washington und im Peabody Museum, Yale College, in New Haven wurde mir beinahe alles Material, welches MARSH gesammelt hat, zur genauern Betrachtung zur Verfügung gestellt. Besonders Herr Prof. R. LULL in Yale College hat mich dabei in liebenswürdigster Weise unterstützt. Herr Prof. Dr. W. J. HOLLAND gestattete mir das Studium des Dinosauriermaterials im Carnegie Museum in Pittsburgh. Auch Herr Dr. CHAS. W. ANDREWS im British Museum Nat. Hist., Herr Prof. Dr. FRIEDRICH VON HUENE in Tübingen und Herr Prof. Dr. F. BROILI in München zeigten mir weitgehendes Entgegenkommen. Herr Prof. DOLLO erlaubte mir das genauere Studium eines der besten *Iguanodon*-Schädel im Brüsseler Museum. Mein ganz besonderer Dank gebührt Herrn Prof. Dr. H. F. OSBORN, der es mir gestattete, das mühevoll zusammengebrachte, überaus wichtige Material im American Museum of Natural History in New York für meine Untersuchung zu verwerten und meine Befunde zu veröffentlichen, obwohl die Bearbeitung dieses Materials seitens des Herrn Prof.

OSBORN und der übrigen Paläontologen des New Yorker Museums noch nicht abgeschlossen ist! Ohne diese Erlaubnis wären mir die so überaus wichtigen Schädel von *Creosaurus atrox*, von *Allosaurus* und von *Morosaurus* nicht zugänglich gewesen. Herrn Dr. W. D. MATTHEW und Herrn WALTER GRANGER bin ich für ihre große Bereitwilligkeit und wiederholte freundliche Unterstützung während meines Besuches des American Museum of Natural History zu herzlichem Danke verpflichtet.

Während der Arbeit fand ich bei Herrn Prof. Dr. C. P. SLUITER und Herrn Prof. Dr. MAX WEBER in Amsterdam und Herrn Prof. Dr. J. W. SPENGLER in Gießen immer reges Interesse für meine Untersuchung. Letzterm bin ich für einige wertvolle Ratschläge verbunden.

Allen diesen Herren spreche ich hier meinen aufrichtigen und herzlichen Dank aus.

A. Über Bewegungen im Schädel bei Dinosauriern.

1. Einleitende Bemerkungen.

Von Eidechsen, Schlangen und Vögeln ist schon längst bekannt, daß ihr Schädel mehr oder weniger ausgiebige Bewegungen seiner Teile gegeneinander aufweist. Diese Bewegungen sind bei den drei genannten Abteilungen der Sauropsiden je etwas verschieden; immer aber sind sie derartig, daß das Öffnen des Maules nicht lediglich durch Senkung des Unterkiefers, sondern daneben auch durch eine Hebung des Oberkiefers erreicht wird. Letzteres ist die Folge einer Kontraktion besonderer Muskeln, welche die Knochen des Gaumens und die untern Enden der Quadratbeine nach vorne ziehen¹⁾; es sind der Orbitoquadratus der Vögel und die Schädelpterygoidmuskeln

1) FUCHS (1909, p. 160—161) bestreitet die Möglichkeit einer Verschiebung des Gaumens nach vorn bei Eidechsen, doch findet diese zweifellos statt und ist auch schon genauer beschrieben worden. Weiter unten komme ich hierauf zurück. Der Aufsatz von FUCHS ist erst erschienen, nachdem mein Manuskript dem Abschluß schon nahe war; er konnte daher meist nur in Anmerkungen zitiert und besprochen werden. Eine ausführliche Behandlung kann hier aber auch schon deswegen unterbleiben, weil der FUCHS'sche Aufsatz zum Teil nur erst eine vorläufige Mitteilung ist und die ausführlichere Arbeit abgewartet werden muß, bevor man sich ein sicheres Urteil über die Ansichten des Verf. bilden kann.

der Eidechsen und Schlangen. Die Verschiebungen der Pterygoide und Quadratbeine werden durch die Palatine und Ossa transversa, bei Vögeln durch die Palatine und untern Jochbogen auf den Oberkiefer übertragen und führen in der bekannten Weise zu einer Hebung des letztern (vgl. Taf. 12, Fig. 1, 2). Die Quadratbeine sind bei diesen Tieren mit dem übrigen Schädel, besonders auch mit den Squamosa mehr oder weniger beweglich verbunden. Wegen dieser eigentümlichen Beweglichkeit ihrer Quadratbeine hat man bekanntlich seit STANNIUS (1856, p. 45) die Eidechsen und Schlangen als Streptostylica bezeichnet.

Von keiner andern Ordnung der Reptilien, auch nicht von einer der vielen ausgestorbenen Ordnungen, ist bis jetzt eine solche Hebung des Oberkiefers beim Öffnen des Maules beschrieben worden. Zwar haben MARSH¹⁾ und NOPSCH²⁾ auf die Möglichkeit hingewiesen, daß bei einigen Dinosauriern das Quadratbein beweglich sei, aber die Frage, ob auch der Oberkiefer dabei mit bewegt werden könnte, haben diese Autoren nicht aufgeworfen. Aus der Literatur bekommt man den Eindruck, daß man an Bewegungen des Gaumens und des Oberkiefers, die doch bei Eidechsen, Schlangen und Vögeln mit den Bewegungen der Quadratbeine zusammengehen, nicht gedacht und zuviel Gewicht darauf gelegt hat, daß bei den streptostylen Sauropsiden die Quadratbeine allein gegen den ganzen übrigen Schädel bewegt werden können. Das ist aber bei Vögeln und Eidechsen nicht der Fall. Und ob es bei den Schlangen viel anders ist, scheint mir auch fraglich; nur können hier anscheinend die

1) 1893, p. 84—85 und 1896, p. 221 sagt MARSH von *Claosaurus*, einem Ornithopoden: „The quadrate . . . is firmly supported above by the squamosal, but its distinct rounded head indicates the possibility of some motion.“

2) 1902, p. 155: „... während das Verschwinden dieser Leiste bei *Limnosaurus* wohl mit der Beweglichkeit des Quadratum zusammenhängt.“ Und 1904, p. 234 über *Mochlodon*, wie *Limnosaurus* (*Telmatosaurus*) ein Ornithopode: „... während die ausgesprochene glatte, scharf umgrenzte Gelenkfläche zeigt, daß das Quadratum, wenn auch vielleicht nur in minimaler Weise, etwas beweglich gewesen sein kann, oder wenigstens mit dem Squamosum nur durch Sehnen, nicht aber durch Suturen verbunden war. Etwas Gleiches scheint übrigens, wie das Vorkommen von losgelösten Quadrata beweist, bei *Iguanodon* der Fall gewesen zu sein, und HULKE erwähnt bei *Hypsilophodon* und *Campyosaurus* eine Verbindung des Quadratum mit dem Squamosum, die eher an die der Lacertilien als an jene der Crocodilien erinnert.“

Knochen des Gaumens bewegt werden, ohne daß die Quadratbeine die Bewegungen ganz mitmachen müssen, und erscheint auch das Umgekehrte hier möglich. Dabei hat man auch wohl den Einfluß des Vorhandenseins oder Fehlens der Jochbogen überschätzt. Auch wenn bei Vögeln der obere Jochbogen vorhanden wäre, bliebe das Quadratbein so gut beweglich wie jetzt. Denn dieser obere Jochbogen würde hinten nicht am Quadratbein ansetzen, sondern am Squamosum, und mit diesem Knochen bildet das Quadratbein ein Gelenk. Tatsächlich kommt eine dem obern Jochbogen entsprechende, demselben vielleicht homologe, aber viel wahrscheinlicher nur analoge, Knochenspange bei einigen Vögeln vor, ohne daß dadurch die Bewegungen der Quadratbeine im geringsten beeinträchtigt werden.¹⁾ Und die Eidechsen würden, auch wenn sie einen untern Jochbogen hätten, ihre Quadratbeine bewegen können, wenn auch nicht so erheblich und in so komplizierter Weise wie jetzt. Besonders die in Fig. 1. Taf. 12 angegebene Hebung des Oberkiefers würde beim Auftreten eines nicht zu starken untern Jochbogens nicht wesentlich beeinträchtigt werden. Es ist demnach nicht zutreffend, als streptostyle Formen nur solche zu bezeichnen, welche Quadratbeine besitzen, die gegen den ganzen übrigen Schädel isoliert beweglich sind. Besser ist es, als Merkmal zur Unterscheidung von streptostylem und monimostylem Schädel das Vorhandensein resp. Fehlen einer gelenkigen oder jedenfalls beweglichen Verbindung von Quadratbein und Squamosum anzunehmen, wenn auch bei einem Teile der Eidechsen diese Beweglichkeit noch sehr beschränkt ist, ohne daß man diese Formen deswegen als monimostyl bezeichnen dürfte. Inwieweit die Knochen des Gaumens, der untern Jochbogen usw. dann die Bewegungen der Quadratbeine mitmachen müssen, ist dabei gleichgültig. Man findet sich dann auch nicht im Widerspruche mit STANNIUS, denn wenn derselbe auch hervorhebt, daß bei den Streptostylica (unter den „Amphibien“, also Eidechsen und Schlangen; von Vögeln ist dabei nicht die Rede) ein solider unterer Jochbogen fehlt, so geht aus seinem Texte nicht hervor, daß er dies so besonders wichtig findet, sondern es ist ganz klar, daß bei ihm die „verschiebbare Verbindung ihres Suspensorium mit der Schedelcapsel“ das wesentliche Merkmal der Streptostylica ist, und er betont, daß bei den meisten derselben auch der knöcherne Gaumenapparat in verschiedenem Grade verschiebbar sei (1856, p. 45). Wir kennen aber jetzt viele Reptilien-

1) Bei *Phasianus colchicus* und *Tetrao* besonders deutlich, wie FUCHS, 1909, p. 132, hervorhebt.

ordnungen, die STANNIUS noch nicht gekannt hat und bei der Aufstellung seiner Streptostylica und Monimostylica also nicht berücksichtigen konnte. Darunter sind Formen, für die es, wie man sehen wird, nicht leicht ist, zu entscheiden, ob man sie als monimostyl oder streptostyl bezeichnen soll, da dies abhängig ist von der persönlichen Auffassung, die man sich von der Bedeutung dieser technischen Ausdrücke macht, wieweit man glaubt, dieselben in erweitertem oder engem Sinne anwenden zu müssen. So scheint mir z. B. GADOW (1902, p. 359) den Begriff Streptostylie viel enger zu fassen als M. FÜRBRINGER (1900, p. 599) oder GAUPP (1905, p. 779), und dies wird immer wieder zu Mißverständnissen Veranlassung geben können. Es scheint mir auch nicht angängig, die ursprüngliche Bedeutung dieser Ausdrücke zu sehr zu ändern, und da dieselben in etwas einseitiger Weise die Beweglichkeit resp. Unbeweglichkeit der Quadratbeine hervorheben, die sehr wichtige Hebung des Oberkiefers aber, die damit beinahe immer zusammengeht, nicht berücksichtigen, so will ich hier einen neuen technischen Ausdruck in Vorschlag bringen. Das Wesentliche, auch in phylogenetischer Beziehung, ist nicht die Beweglichkeit der Quadratbeine, sondern überhaupt, ob im Schädel Verschiebungen und Bewegungen verschiedener Abschnitte gegeneinander stattfinden können oder nicht. Für Schädel, wo diese Bewegungen möglich sind, einerlei ob sie ausgedehnte oder geringfügige sind, möchte ich die Bezeichnung kinetisch aufstellen. Schädel ohne jede Beweglichkeit kann man dann akinetische nennen. Akinetische Schädel sind monimostyl. Die meisten kinetischen Schädel sind streptostyl; aber meiner Ansicht nach (vgl. weiter unten) hat es Sauropsiden gegeben, wo im Schädel Bewegungen stattfanden und welche Schädel man dennoch wegen der unbeweglichen Verbindung des Quadratbeines mit dem untern Jochbogen, dem Pterygoid und vor allem mit dem Squamosum nicht als streptostyl bezeichnen kann. Wohl sind alle streptostylen Schädel auch kinetisch, das Umgekehrte trifft aber nicht zu. Und dies zwingt uns zur Aufstellung der neuen technischen Ausdrücke: kinetischer und akinetischer Schädel.

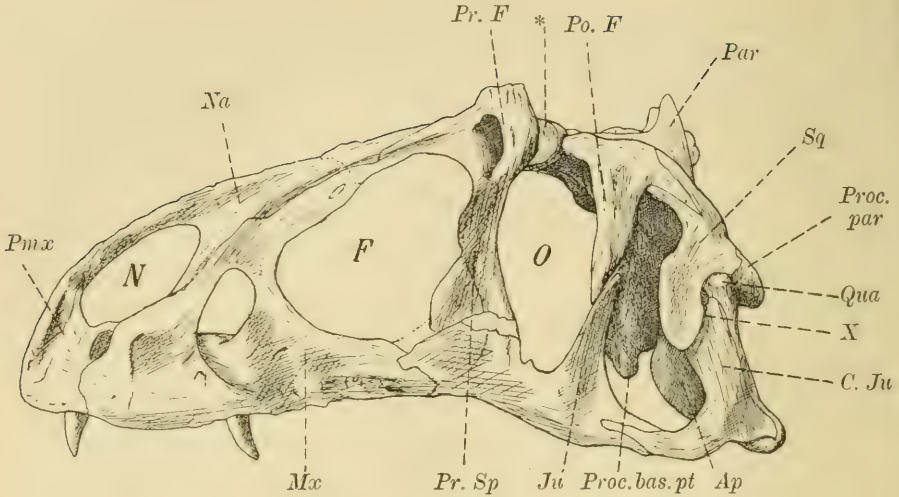
Ich habe schon seit mehreren Jahren wegen des Baues des Dinosaurierschädels vermutet, daß der Schädel bei einem Teile der Dinosaurier kinetisch sei, indem der Oberkiefer gehoben werden konnte unter Bewegung der Quadratbeine und Verschiebung der Knochen des Gaumens gegen die Hirnschädelbasis in ähnlicher Weise wie bei Vögeln und Eidechsen. Das Ergebnis meiner Untersuchungen möchte ich hier veröffentlichen.

2. Schädel der jurassischen Theropoden.

Es befindet sich im American Museum of Natural History zu Neu York ein Dinosaurierschädel, der uns über das Vorhandensein von Schädelbewegungen sowie über den Umfang derselben unterrichtet. Es handelt sich um einen schönen, über 80 cm langen Schädel eines Theropoden, der bei meinem Besuche des Museums im August und September 1907 die Bezeichnung *Allosaurus sp.?* trug. Er stammt aus der Bone Cabin Quarry in Wyoming aus dem oberjurassischen Como-Beds.¹⁾ OSBORN (1903) hat ihn in einer vorläufigen Mitteilung als Schädel von *Creosaurus atrox* MARSH bezeichnet und eine kurze Beschreibung mit Abbildungen gegeben. Ich werde den Schädel weiter unten als *Creosaurus*-Schädel bezeichnen. — Auf den ersten Blick macht dieser Schädel einen ziemlich massiven Eindruck (Fig. A), der den Gedanken an die Möglichkeit einer Hebung des Oberkiefers und der Nasenregion kaum aufkommen läßt. Es zeigt aber das Schädeldach am obern vordern Rande der Augenhöhlen eine lateralwärts gekehrte, große, schwach konkave und ziemlich scharf umrandete Gelenkfläche (Fig. A *). Die präorbitalen Knochenspannen (*Pr. Sp*) stehen an ihrem obern Ende nach vorn zu mit den Nasalia und Maxillaria in gewöhnlicher Weise durch Naht in fester Verbindung; nach hinten und innen aber passen sie mit einer etwas konvexen, nicht deutlich umgrenzten Fläche auf die erwähnten konkaven Gelenkflächen am Schädeldache (Fig. B *). Es liegt hier ein deutliches Gelenk oder doch eine gelenkähnliche Verbindung²⁾ zwischen dem obern Ende der präorbitalen Knochenspange und der Seitenfläche des interorbitalen Teiles des Schädeldaches vor. Die Knochen, welche das Gelenk bilden, sind 1. ein kleiner Knochen, der jederseits von den Frontalia über der Orbita liegt und den man Supraorbitale (Fig. B *Su*) nennen kann, und 2. ein Knochen (*Pr. F*),

1) Nach WILLISTON, in: Journ. Geol., Vol. 13, 1905, p. 338—350, oberer Jura bis untere Kreide.

2) Der Kürze halber werde ich diese Verbindung als Gelenk resp. gelenkig bezeichnen. Dies ist natürlich nicht absolut sicher, da der feinere Bau unbekannt ist, so daß wir z. B. weder einen Gelenkspalt noch einen knorpeligen Überzug der Gelenkflächen direkt nachweisen können. Nach der Gestalt und der sehr glatten Oberfläche der Gelenkgrube am Supraorbitale war jedoch ein Gelenkspalt höchst wahrscheinlich vorhanden. Für uns ist aber das Wesentliche, daß es sich hier sicher um eine bewegliche Verbindung handeln muß, die auch nur in Anpassung an Bewegungen entstehen konnte.

Fig. A. Schädel von *Creosaurus atrox* MARSH.

Nach OSBORN, 1903, fig. 1, 2, etwas vereinfacht und die im Original und in OSBORN's Abbildungen als feste Naht restaurierte Verbindung von Squamosum und Quadratbein nach dem Schädel von *Allosaurus* (vgl. Fig. D weiter unten) als lockere Verbindung ergänzt (bei α). 1:8.

Ap pterygoidale Apophyse des Quadrats. F antorbitales Fenster. Ju Jugale. Mx Maxillare. N Nasenöffnung. Na Nasale. O Orbita. Par Parietale. Pmx Prämaxillare. Po. F Postfrontale. Pr. F Präfrontale. Pr. Sp präorbitale Knochenspange. Proc. bas. pt Processus basiptyergoideus des Basisphenoids. Proc. par Processus parotici. Q. ju Quadratojugale. Qua Quadratbein. Sq Squamosum. * Gelenkfläche am Supraorbitale für das obere Ende der präorbitalen Knochenspange.

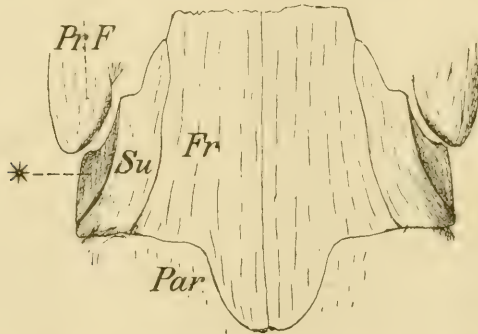


Fig. B. *Creosaurus atrox*. Das Schädeldach zwischen den Orbitae, von oben gesehen, um die Gelenke zwischen Supraorbitalia (Su) und Präfrontalia (Pr. F) zu zeigen. * die Gelenkfläche am Supraorbitale. Fr Frontale. Par Parietale.

Nach einer sehr unvollkommenen eignen Skizze der linken Seite; die rechte Seite ist danach ergänzt. Verkleinert.

der das obere Ende der präorbitalen Spange bildet und den OSBORN (1903, p. 701) als einen Komplex von Präfrontale und Lacrimale deutet. Das Supraorbitale bildet die konkave, untiefe, aber sehr glatte und größtenteils scharf umrandete Gelenkgrube, welche nach außen und ein wenig nach vorn sieht. In Fig. C habe ich sie abgebildet.

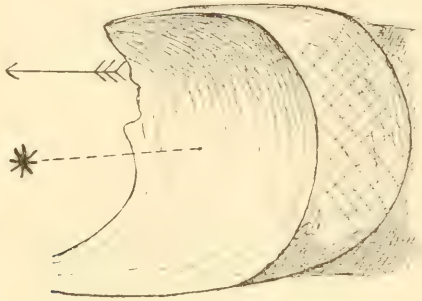


Fig. C. *Crocosaurus atrox*, Linkes Supraorbitale mit der Gelenkfläche * für das Präfrontale, von der Seite gesehen. Nach einer eignen unvollkommenen Skizze, etwas verkleinert (ca. 2:3). Der Pfeil weist nach vorn.

Ein ähnliches Gelenk ist von keinem andern Dinosaurier bekannt; es fehlt auch beim Schädel von *Allosaurus*, den OSBORN abgebildet hat (1906, p. 286, fig. 2; hier in Fig. D reproduziert) und der sonst dem *Crocosaurus*-Schädel sehr ähnlich ist. Es ist das Gelenk demnach eine Neubildung bei *Crocosaurus*; aber diese kann ohne Bewegungen im Schädel nicht entstanden sein! Das obere Ende der präorbitalen Knochenspange (Fig. A und B *Pr. F*) muß sich gegen das Supraorbitale und das damit fest verbundene Frontale bewegt haben. Die gerundete, konkave Gelenkfläche am Supraorbitale weist darauf hin, daß Drehbewegungen, aber keine starken Verschiebungen stattgefunden haben dürften. Und Verschiebungen werden auch dadurch jedenfalls sehr eingeschränkt, daß die präorbitale Knochenspange nach vorn mit den Nasalia fest zusammenhängt, diese aber wieder mit den Frontalia durch Naht verbunden sind. Dieser Zusammenhang der Knochen gestattet nur Bewegungen im Gelenke, wenn gleichzeitig zwischen den oberen Enden der präorbitalen Spangen das Schädeldach sich durchgebogen hat; bei festem, unbiegsamem Schädeldache hätte das Gelenk sich nicht bilden können. Es weist das Gelenk mit Bestimmtheit auf eine Biegung des Schädeldaches, also auf eine Beweglichkeit, eine Hebung und Senkung der Oberkiefer-Nasenregion des Schädels hin, woran sich die präorbitalen

Spangen unter Verschiebung ihres untern Endes nach vorn resp. nach hinten beteiligen mußten.

Dies erinnert an die Schädelbewegungen der Vögel, welche Tiere ja beinahe alle imstande sind, ihren Oberschnabel zu heben. Und wie bei Vögeln müssen sich auch bei *Creosaurus* die untern Jochbogen, die Knochen des Gaumens und die Quadratbeine an diesen Bewegungen beteiligt haben, weil sie ja alle fest mit dem Oberkiefer verbunden sind. Dieser große Abschnitt des Schädels muß beweglich gewesen sein gegen die auf der Wirbelsäule fixierte Hirnkapsel und den damit fest verbundenen interorbitalen Teil des Schädeldaches, die Squamosa und die obern Jochbogen. Die Hebung der Oberkiefer-Nasenregion ging zusammen mit einer Verschiebung der untern Jochbogen, der Knochen des Gaumens und der untern Enden der Quadratbeine nach vorn zu, unter Drehung des obern Endes der Quadratbeine in deren Verbindung mit den Squamosa. In Fig. 3 auf Taf. 12 habe ich diese Bewegungen in schematischer Weise angegeben.

Und prüfen wir nun den *Creosaurus*-Schädel genauer, so erweisen sich die Verbindungen beider Schädelabschnitte, soweit sie bekannt sind, tatsächlich als von geringer Ausdehnung, zum Teil direkt als gelenkige, so daß eine Bewegung im Schädel in der oben angegebenen Weise als möglich erscheint. So war das obere Ende der Quadratbeine mit dem Processus paroticus nur locker mittels einer ziemlich dicken Bindegewebsschicht verbunden; das Squamosum bildet für die Verbindung mit dem obern Ende des Quadratbeins, soweit ersichtlich, eine vertiefte glatte Fläche, welche ganz wie eine Gelenkgrube aussieht. Eine Schwierigkeit würde unserer Annahme einer Schädelbewegung erwachsen, wenn der Zusammenhang von Squamosum und Quadratojugale eine so feste Nahtverbindung wäre, wie sie am vorliegenden Schädel von *Creosaurus* angegeben ist (vgl. die fig. 1, p. 698 bei OSBORN 1903). Es ist dieser Teil des Schädels aber im Original ergänzt, und wirkliche Kenntnisse von dieser Verbindung besitzen wir nicht. Es liegt kein Grund vor, hier einen festen unbeweglichen Zusammenhang anzunehmen; vielmehr ist eine lockere Verbindung wahrscheinlich, weil dieselbe vorhanden ist bei einem im American Museum of Natural History befindlichen, mit *Allosaurus* bezeichneten Schädel, der dem *Creosaurus*-Schädel sehr ähnlich ist und der sicher von einem Dinosaurier stammt, der mit *Creosaurus atrox* sehr nahe verwandt war (vgl. Fig. D). Ich habe denn auch in meinen Figuren (Fig. A und Taf. 12, Fig. 3 bei X) in

Abweichung von OSBORN's Abbildungen die Verbindung als eine lockere eingezeichnet. Es war ziemlich sicher eine bewegliche Verbindung von Quadratbein plus Quadratojugale mit Squamosum und Processus paroticus vorhanden.

Die Pterygoide fehlen, was schon an sich gegen eine feste Verbindung dieser Knochen mit dem Hirnschädel spricht. Am Basisphenoid sind gut entwickelte Basispterygoidfortsätze vorhanden (Fig. A, *Proc. bas. pt.*), und dies weist darauf hin, daß die Pterygoide nur durch diese Fortsätze, und zwar gelenkig wie bei Eidechsen und mehreren Vögeln, mit der Hirnschädelbasis verbunden waren. Ob Epipterygoide (*Columellae cranii*) vorhanden waren, ist unbekannt, aber nicht unwahrscheinlich; sie sind noch nicht aufgefunden worden und auch von *Allosaurus* nicht bekannt, und dies spricht dafür, daß sie, wenn vorhanden, mit dem Hirnschädel nur locker verbunden waren, wie bei Eidechsen, und nicht so fest wie bei *Sphenodon*.

Ein knöchernes Septum interorbitale, welches Hirnkapsel und Gesichtsteil des Schädels in festen Zusammenhang bringen könnte, fehlt; es kann nur ein bindegewebig-knorpeliges Septum vorhanden gewesen sein, welches, wie bei Eidechsen, den Schädelbewegungen kein Hindernis entgegengesetzt hat.

Als Verbindung der beiden Schädelabschnitte kommt dann noch die postorbitale Knochenspange (Fig. A *Ju* und *Po. F.*; vgl. auch Fig. 3, Taf. 12) in Betracht, welche nach hinten von der Orbita eine Verbindung des untern Jochbogens mit dem Schädeldache und dem obern Jochbogen herstellt. Ohne Biegung derselben wäre die angegebene Bewegung im Schädel unmöglich. Die Spange ist nun allerdings ziemlich kräftig, zeigt aber doch in ihrer Mitte eine Abnahme ihres Querdurchmessers. Auch macht es den Eindruck, als ob der Zusammenhang der sich allmählich verjüngenden Enden von Jugale und Postfrontale kein sehr fester war, sondern mittels ziemlich reichlichen Bindegewebes in der Weise hergestellt wurde, daß kleine Verschiebungen der Knochen gegeneinander möglich waren, welche zusammen mit der Biegsamkeit der Knochensubstanz genügten, eine Hebung des Oberkiefers zu gestatten. In Fig. 3, Taf. 12 habe ich die verschiedene Lage, welche der bewegliche Schädelabschnitt gegenüber der auf der Wirbelsäule fixierten Hirnkapsel einnehmen konnte, in schematischer Weise angegeben. Die Größe der Bewegung läßt sich natürlich schwer abschätzen; ich habe sie etwa so groß angenommen, wie sie bei vielen Vögeln ist. Man sieht im Schema, wie gering an den Verbindungsstellen der beiden Abschnitte die Ver-

schiebungen und Drehungen dabei sind, und es scheint mir nicht unmöglich, daß der Oberkiefer noch etwas mehr gehoben werden konnte, als ich in Fig. 3 angegeben habe. Es kommt dabei aber vor allem auf die Biegsamkeit des Schädeldaches zwischen den Präfrontalia an, und die ist unbekannt und läßt sich natürlich am fossilen Schädel nicht feststellen.

Bei der Hebung des Oberkiefers änderte das Quadratbein seine Stellung, und da die Biegungsstelle im Schädeldache ziemlich weit vorn liegt, die präorbitale Knochenspange aber unten wohl nur sehr wenig gehoben werden konnte, so mußte dabei im untern Jochbogen eine gewisse Spannung entstehen (vgl. hierzu Fig. 3, Taf. 12). Dieser Jochbogen mußte sich etwas durchbiegen, aber das scheint sehr gut möglich, da derselbe etwa dort, wo sich Jugale und Quadratojugale verbinden, nicht sehr stark ist (vgl. Fig. A, S. 182). Bei Vögeln, wo die Stellungsänderung der Quadratbeine bei der geringen Länge derselben wohl noch erheblicher ist, als sie bei *Creosaurus* war (vgl. Fig. 2 und 3, Taf. 12), finden wir eine bewegliche Verbindung von Quadratojugale und Quadratbein, wodurch hier die Spannung im Jochbogen vermieden wird.

Wären bei *Creosaurus* Pterygoid und Quadratbein in fester Nahtverbindung, wie sie es bei *Sphenodon* und mehreren andern primitiven Reptilien sind, so würde aus demselben Grunde auch hier eine Spannung auftreten müssen, zu deren Überwindung ein ziemlicher Kraftaufwand notwendig sein würde. Diese Verbindung war aber bei *Creosaurus* gelockert, wie man aus der Tatsache schließen muß, daß die Pterygoide fehlen, während die umfangreichen dünnen pterygoidalen Apophysen der Quadratbeine erhalten sind und keine Spuren einer zackigen Nahtverbindung mit den Pterygoiden aufweisen. Es legten sich die Pterygoide nur der Innenfläche der pterygoidalen Apophysen der Quadratbeine an und waren durch Bänder damit zwar fest, aber doch wohl etwas beweglich verbunden, so daß bei Stellungsänderung der Quadratbeine an der Verbindungsstelle keine Spannung im Knochen entstand. Auch *Allosaurus* hatte, wie das Material im Museum zu New York zeigt, eine lockere Verbindung von Pterygoid und Quadratbein, keine Nahtverbindung.

Die Bewegung der beiden Schädelabschnitte gegeneinander kann nur durch Muskeln stattgefunden haben, die jederseits von der Seitenwandung der Hirnkapsel (Prooticum und Seitenrand des Basisphenoids) zum Quadratbein und (oder) Pterygoid zogen. Denn sonst würden sie nirgends geeignete Ursprungs- und Ansatzflächen ge-

funden haben, besonders die Hebemuskeln des Oberkiefers nicht. Letztere Muskeln müssen eine Verschiebung der Pterygoide und der untern Enden der Quadratbeine nach vorn hervorgerufen haben. Sie können nur, wie die *Protractores pterygoidei* bei den Eidechsen (VERSLUYS, 1898, p. 280), vom vordern Teile des Prooticums ihren Ursprung genommen haben, und da sie caudalwärts ziehen mußten, sich am Pterygoid in der Nähe von dessen hinterm Ende oder am Quadratbein angeheftet haben (vgl. Fig. A). Ich komme weiter unten auf diese Muskeln zurück.

Zusammenfassend kommen wir zum Schluß, daß wir für den *Creosaurus*-Schädel einen Aufbau aus zwei gegeneinander beweglichen Teilen annehmen müssen. Der in vieler Hinsicht massige Bau des Schädels darf uns davon nicht zurückhalten, denn ohne Bewegung hätten sich die Gelenke am Schädeldach nicht entwickeln können. Und man darf auch nicht annehmen, diese Gelenke hätten sich bei kleinen Stammformen des *Creosaurus*, die einen viel leichter gebauten Schädel hatten, ausgebildet und seien jetzt zwar noch vorhanden, aber funktionslos. Denn man kennt diese Gelenke nur von *Creosaurus*, und sie gehen auch dem nahe verwandten *Allosaurus* (nach dem Schädel Nr. 666 im American Museum of Natural History zu New York) noch ab. Hier kann nur an einen Neuerwerb der Gelenke bei *Creosaurus* gedacht werden, und damit mußten Schädelbewegungen Hand in Hand gehen.

Aber dann beweisen die Gelenke auch nicht nur, daß bei *Creosaurus* der Oberkiefer gehoben werden konnte, sondern auch, daß ähnliche Schädelbewegungen schon den Stammformen von *Creosaurus* zugekommen sein müssen. Denn die Gelenke können sich nur infolge einer schon vorhandenen Hebungsbewegung des Oberkiefers ausgebildet haben. Wir dürfen also auch bei andern Theropoden, wo wir die Gelenke nicht finden, solche Schädelbewegungen erwarten, und wir müssen daher die hinlänglich bekannten Theropodenschädel auf diese Möglichkeit prüfen.

Interessant ist vor allem der Schädel, den OSBORN (1906) als *Allosaurus*-Schädel abgebildet hat, weil er dem *Creosaurus*-Schädel so ähmlich ist. HAY (1908, p. 356) glaubt sogar, OSBORN'S *Allosaurus* gehöre wahrscheinlich zu *Creosaurus*. Ich werde aber schon der Klarheit wegen den Schädel als *Allosaurus*-Schädel bezeichnen. Er stammt aus den Como-Beds von Wyoming (oberer Jura). In Fig. D ist derselbe abgebildet. Man sieht, daß die Gelenke, die am frontalen Schädeldache bei *Creosaurus* vorhanden sind, hier fehlen, daß aber

sonst eine weitgehende Ähnlichkeit vorliegt. Die beiden bei *Creosaurus* gegeneinander beweglichen Schädelabschnitte sind auch bei *Allosaurus* in durchaus ähnlicher Weise wie bei *Creosaurus* wenig fest miteinander verbunden. Das Quadratbein paßt in eine Vertiefung des Squamosums, welche an eine Gelenkgrube erinnert, und es waren, soweit diese Verbindung in Betracht kommt, anscheinend kleine Bewegungen des Quadratbeins möglich. Quadratojugale und Squamosum sind nur durch reichliches Bindegewebe, nicht durch zackige Naht verbunden gewesen. Es war ein Basispterygoidgelenk vorhanden; die Verbindung von Pterygoid und Quadratbein war keine sehr feste. Die postorbitale Knochenspange war nicht sehr kräftig, nicht dicker als bei *Creosaurus*. Das Septum interorbitale war nicht verknöchert. Die Epipterygoide waren, wenn vorhanden, mit der Hirnkapsel nicht fest verbunden.

Da die bei *Creosaurus* gefundenen Gelenkflächen am Schädeldache für die präorbitalen Knochenspangen bei *Allosaurus* fehlen, so haben wir hier nicht diesen zwingenden Grund, Schädelbewegungen, eine Hebung des Oberkiefers, als vorhanden anzunehmen. Das Schädeldach ist aber nicht solider als bei *Creosaurus*, und eine Durchbiegung desselben am vordern Rande der Orbitae erscheint ebensogut möglich wie bei *Creosaurus*. Eventuell wäre auch dazu noch eine Durchbiegung des schmalen Schädeldaches weiter vorn zwischen den antorbitalen Fenstern denkbar (Fig. D, über *F*), wenn nur die nicht sehr starken präorbitalen Knochenspangen sich auch etwas durchbiegen ließen.

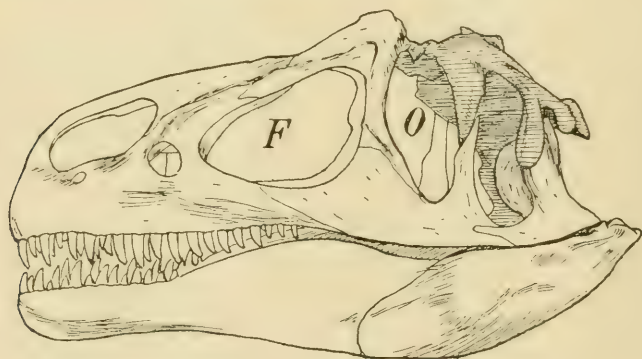


Fig. D. Schädel von *Allosaurus* (nach OSBORN, 1906, p. 286, fig. 2). 1:12.
Hirnkapsel und die damit unbeweglich verbundenen Knochen horizontal schraffiert;
der bewegliche Teil des Schädels weiß.

F präorbitales Fenster. *O* Augenhöhle.

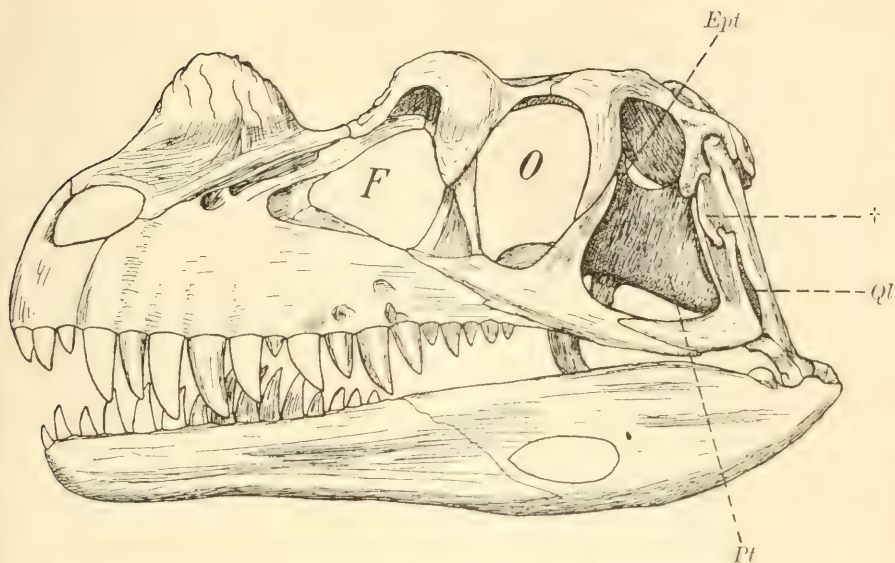


Fig. E. Schädel von *Ceratosaurus nasicornis*, von der Seite gesehen (nach MARSH, 1884, tab. 8, fig. 1; auch 1896, tab. 8, fig. 1). 1:6.

Ept Epipterygoid. *F* präorbitales Fenster. *O* Augenhöhle. *Pt* Pterygoid.
Ql Quadratloch. † Fortsatz des Quadratheins.

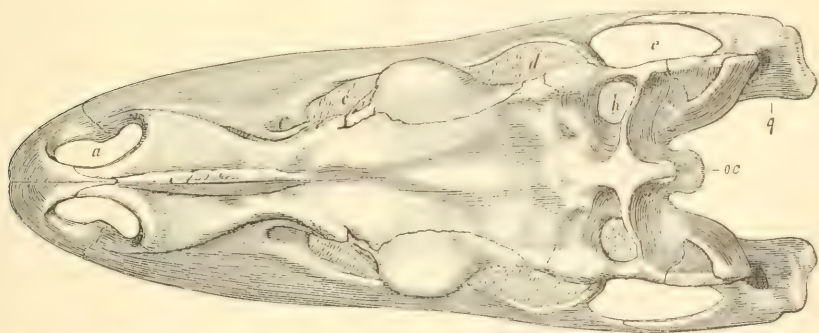


Fig. F. Schädel von *Ceratosaurus nasicornis*, von oben gesehen (nach MARSH, 1884, tab. 8, fig. 3; auch 1896, tab. 8, fig. 3). 1:6.

a Nasenöffnung. *c* präorbitales Fenster. *d* Augenhöhle. *e* untere Temporalgrube.
h obere Temporalgrube. *oc* Hinterhauptscondylus. *q* Quadratbein.

Auf mich hat der Schädel von *Allosaurus* bei der Betrachtung im American Museum of Natural History in New York den Eindruck gemacht, daß, wenn derselbe auch recht massiv sei, dennoch Bewegungen im Schädel hier auf keinen größern Widerstand stoßen

dürften als bei *Creosaurus*. Und ich betrachte es demnach als wahrscheinlich, daß *Allosaurus* seinen Oberkiefer heben konnte, also einen kinetischen Schädel besaß.

Ziemlich gut bekannt ist der Schädel von *Ceratosaurus nasicornis* MARSH, aus den Atlantosaurus-Beds, Colorado (oberer Jura). Ich gebe hier 3 Abbildungen dieses Schädels (Fig. E, F, G). MARSH hat nur eine kurze Beschreibung gegeben (1884, 1896) mit zum Teil auf Rekonstruktion beruhenden Abbildungen. Eine wertvolle Ergänzung dazu gibt ein neuerer Aufsatz von HAY (1908) mit Abbildungen nach Photographien des Schädels der Type, der sich im National Museum in Washington befindet. Dieser

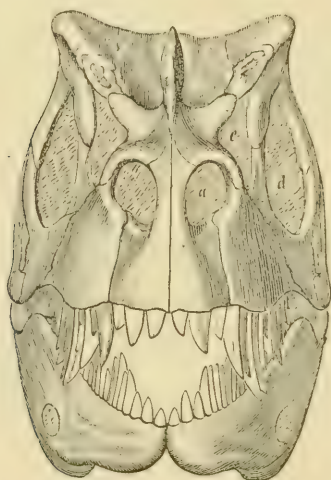


Fig. G.

Schädel von *Ceratosaurus nasicornis*, von vorn gesehen (nach MARSH, 1884, tab. 8, fig. 3; auch 1896, tab. 8, fig. 3). 1:6.

a Nasenöffnung.

c präorbitales Fenster.

d Augenhöhle.

Schädel ist von der Seite stark zusammengepreßt, und es läßt sich sein Bau nicht in jeder Hinsicht sicher ermitteln. In den meisten der für uns wesentlichen Punkte scheint *Ceratosaurus* mit *Allosaurus* übereinzustimmen. So dürfte die Verbindung von Quadratbein und Squamosum eine bewegliche gewesen sein, denn das obere Ende des Quadratbeins paßt wie mit einem Gelenkkopfe in eine Vertiefung des Squamosums. Aber wieweit der Zusammenhang tatsächlich Bewegungen gestattete, läßt sich doch am Originale nicht mehr feststellen. Das Pterygoid scheint in ausgedehnter, fester Nahtverbindung mit dem Quadratbein gestanden zu haben (Fig. E, man vgl. die Bemerkungen von HAY, 1908, p. 363), statt der lockern Verbindung, die wir bei *Creosaurus* und *Allosaurus* gefunden haben. *Ceratosaurus* steht hierin den primitiven diapsiden Reptilien zweifellos näher als

die beiden andern Theropoden. Diese Tatsache ist aber deswegen sehr wichtig, weil sie zeigt, daß die lockere Verbindung, welche wir bei *Allosaurus* und *Creosaurus* gefunden haben, erst innerhalb der Theropoden erworben worden ist. Und dies weist auch für *Allosaurus* auf Bewegungen im Schädel hin, die dann nur ähnlich den Bewegungen gewesen sein können, die wir für *Creosaurus* gefunden haben. Denn weshalb und wie sollte diese Lockerung der Pterygoid-Quadratbeinverbindung sich herausgebildet haben, wenn keine Bewegungen im Schädel stattfanden? Und wir haben gesehen, daß bei denjenigen Schädelbewegungen, wie sie *Creosaurus* aufwies, eine Stellungsänderung der Quadratbeine gegenüber den Pterygoiden stattfinden mußte, die zu einer Lockerung dieser ursprünglich festen Verbindung führen konnte.¹⁾ Es findet also diese lockere Verbindung bei *Allosaurus* auch in Schädelbewegungen eine einfache Erklärung.

Bei *Ceratosaurus* sind Epipterygoide gefunden worden, welche kurz und dünn sind (Fig. E *Ept*) und unten zweifellos durch Naht mit den Pterygoiden verbunden waren (MARSH, 1884, p. 332; 1896, p. 159; HAY, 1908, p. 363). Nach MARSH paßten sie oben in eine kleine Vertiefung der Postfrontalia; nach HAY (1908, p. 364) müßte man eher eine Verbindung mit dem Rande der Parietalia erwarten, und ich möchte hierin HAY beistimmen, habe aber bei meiner leider nur kurzen Betrachtung des Originals hierauf nicht geachtet. Für uns ist es aber wichtig, daß die Epipterygoide offenbar nicht mit der Seitenwandung der Hirnkapsel (mit dem Prooticum) in Verbindung treten und oben mit dem Schädeldache wahrscheinlich nicht fest verbunden waren. Sie setzten also einer eventuellen Schädelbewegung auch kein Hindernis entgegen, und dies spricht einigermaßen dafür, daß bei *Creosaurus* und *Allosaurus* die Epipterygoide, falls sie vorhanden waren, dies auch nicht getan haben, zumal weil sie anscheinend länger gewesen sein müssen als bei *Ceratosaurus*.

1) Bei Vögeln kann man Ähnliches beobachten. Bei *Apteryx*, *Struthio* und *Rhea*, Vögeln mit primitivem Schädel, stehen Pterygoid und Quadratbein in ausgedehnterer Verbindung als bei den Carinaten, die dadurch anscheinend eine leichtere Beweglichkeit der Quadratbeine erreichen: man vergleiche auch das hierüber weiter unten im Teil B Gesagte.

Auf die lockere Verbindung von Quadratbein und Pterygoid bei Eidechsen möchte ich hier nicht eingehen. Nur sei bemerkt, daß hier andere Zustände vorliegen (andere Stellung der Basipterygoidgelenke und Fehlen der untern Jochbogen), mit welchen die Lockerung der Verbindung bei Eidechsen vielleicht in Zusammenhang steht.

(bei Eidechsen beschränken die Epipterygoide die Schädelbewegungen auch nicht.)

Interessante Verhältnisse scheint die Verbindung von Quadratojugale und Quadratbein bei *Ceratosaurus* aufzuweisen. Beide Knochen umschließen ein längliches, schmales Loch (Fig. E *Ql*), das Quadratloch. Wenn, was allerdings unsicher ist, bei *Ceratosaurus* ähnliche Schädelbewegungen wie bei *Creosaurus* stattgefunden haben, muß auch im untern Jochbogen dabei eine Spannung aufgetreten sein (vgl. S. 186), und diese Spannung könnte zu einer Lockerung von mindestens einer der beiden, je oben und unten vom Quadratloch liegenden Verbindungen von Quadratojugale und Quadratbein führen. Es scheint nun, als ob tatsächlich eine teilweise Lockerung und Umbildung der obern der beiden Verbindungen stattgefunden hätte. Denn dieselbe ist keine einfache Nahtverbindung mehr, wie sie es doch ursprünglich sicher war¹⁾, sondern es paßt das Quadratbein mit einem hakenförmigen Fortsatze (Fig. E *f*) in einen Ausschnitt des Quadratojugales, wobei wahrscheinlich ziemlich reichliches Bindegewebe beide Knochen verband; es hat den Anschein, als ob die ursprüngliche Nahtverbindung gelockert worden wäre, so daß sie geringe Bewegungen des Quadratbeins gegen das Quadratojugale gestattete. Dabei blieb aber durch den Fortsatz des Quadratbeins eine erhebliche Festigkeit in dem Zusammenhange erhalten. Dies muß selbstverständlich an einem reichern Material geprüft werden, als jetzt vorliegt. Aber hierin sowie in der anscheinend gelenkigen Verbindung von Quadratbein und Squamosum liegen doch Andeutungen vor, daß vielleicht bei *Ceratosaurus* Bewegungen im Schädel stattgefunden haben, die bei Öffnen des Maules auch eine Hebung des Oberkiefers herbeiführten. Ob dabei die Durchbiegung des Schädeldaches eventuell nach hinten oder nach vorn von den präorbitalen Knochenspangen stattfand, läßt sich im Augenblicke nicht entscheiden.

Jedenfalls sind neue Funde abzuwarten, bevor man entscheiden kann, ob der Schädel von *Ceratosaurus* kinetisch war oder nicht.

Von compsoognathiden Dinosauriern kennen wir Schädel von *Compsognathus* und *Ornitholestes* (OSBORN, 1903), aber leider nicht so vollständig, daß sich über Schädelbewegungen etwas Sicheres ermitteln

1) Man vgl. *Creosaurus* (OSBORN, 1903, fig. 2, hintere Ansicht des Schädels, *Q. j. f.*), weiter *Sphenodon*, *Dimetrodon*, *Phytosaurus*, *Mystriosuchus*, die Ichthyosaurier, *Placochelys*, usw.

ließe. Beide Schädel zeigen einen leichten Bau, und in soweit erscheint ein kinetischer Zustand nicht ausgeschlossen. *Compsognathus* besitzt Basipterygoidgelenke (Nopcsa, 1903, p. 483), und die Pterygoide standen nicht in unbeweglicher Verbindung mit dem Hirnschädel. Bei Betrachtung beider Schädel, dem von *Compsognathus* in der Münchener Paläontologischen Sammlung und von *Ornitholestes* im American Museum zu New York, kam ich zu dem Ergebnis, daß der Erhaltungszustand nicht genügend ist, um über das Vorhandensein oder Fehlen von Schädelbewegungen etwas mehr aussagen zu können, als daß diese eben nicht ausgeschlossen erscheinen.

3. Schädelbewegungen bei Eidechsen und bei Diaptosauriern.

Nachdem wir die Schädel jurassischer Theropoden betrachtet und bei *Creosaurus* und wahrscheinlich auch bei *Allosaurus* einen kinetischen Schädel gefunden haben, müssen wir die Frage zu beantworten versuchen, wo denn bei diesen und vielleicht noch bei andern jurassischen und cretaceischen Theropoden diese Schädelbewegungen herkommen? Es weist doch das Skelet der Dinosaurier darauf hin, daß wir sie von Diaptosauriern ableiten müssen. Und da ist vom einzigen lebenden Vertreter derselben, *Sphenodon*, bekannt, daß keine innern Schädelbewegungen möglich sind ¹⁾, während man dies auch für die fossilen Vertreter dieser primitiven Reptilienordnung annimmt; man rechnet diese Ordnung mit den Crocodiliern und Cheloniern usw. zu den monimostylen Reptilien. Genaue Prüfung des bekannten Schädelmaterials der Diaptosaurier und Vergleichung desselben mit dem kinetischen Schädel der Eidechsen werfen aber doch auf diese Frage meiner Ansicht nach ein ganz anderes Licht.

Zum richtigen Verständnis der Herkunft der Schädelbewegungen bei Dinosauriern, besonders auch um zu einer richtigen Beurteilung

1) Die Untersuchung eines in Alkohol aufbewahrten Schädels bestätigte dies, soweit sich so etwas eben an einem derartig konservierten Material feststellen läßt. Nur bei recht kräftigem Ziehen des Hirnschädels nach hinten zu gelang es mir, kleine Bewegungen im Basipterygoidgelenke hervorzurufen. Daß im Leben jemals ein so kräftiger Zug in diesem Gelenke ausgeübt wird (dazu fehlen Muskeln), ist kaum anzunehmen.

des Schädels der triassischen Theropoden (*Anchisaurus* und *Thecodontosaurus*) zu gelangen, muß ich hier darauf eingehen.¹⁾

Sehen wir uns zunächst die Schädelbewegungen der Eidechsen an (NITSCH, 1822 und BRADLEY, 1903; vgl. meine Fig. 1, Taf. 12), wobei abweichende Zustände selbstverständlich unberücksichtigt bleiben. Bei Eidechsen sind die Pterygoide im Basipterygoidgelenke gegen die Hirnkapsel verschiebbar; sie können von einer in der Tiefe der Temporalgrube liegenden selbständigen Gruppe von Muskeln, Schädelpterygoidmuskeln (FÜRBRINGER'S M. spheno-pterygo-quadratus; 1900, p. 599), von hinten nach vorn und zurück verschoben werden (BRADLEY, 1903; VERSLUYS, 1898, p. 280 und 1904).²⁾ Bei Bewegung der Pterygoide nach vorn wird ein Druck auf die Oberkieferknochen und Nasenkapseln ausgeübt, welche diesem Drucke

1) Ich muß mich hier auf eine sehr kurze Darstellung beschränken, hoffe aber bald die Frage, ob und welche Schädelbewegungen bei Diaptosauriern und Cotylosauriern möglich waren, ausführlicher zu behandeln.

2) In einem soeben erschienenen Aufsätze leugnet FUCHS (1909, p. 160—161) für Eidechsen eine solche Verschiebung der Pterygoide nach vorn. Wäre dies zutreffend, so wäre auch eine Hebung des Oberkiefers usw. bei Eidechsen unmöglich. Ich muß aber gegenüber den Angaben von FUCHS auf das Entschiedenste betonen, daß die schon von NITSCH (1822) und neuerdings von BRADLEY (1903) genau beschriebenen Schädelbewegungen zweifellos stattfinden. Ich habe mich davon sowohl an Köpfen eben gestorbener Eidechsen wie an in heißem Wasser sorgfältig erweichten und in Glycerin gelegten Schädeln wiederholt überzeugt. In dem Augenblicke, wo ich diese Zeilen niederschreibe, liegen vor mir in dieser Weise aufgeweichte Schädel von *Uromastix*, *Lacerta ocellata*, *Ophisaurus* und *Iguana*, die alle eine mehr oder weniger deutliche Beweglichkeit der Pterygoide von hinten nach vorn und zurück (also in caudooraler und orocaudaler Richtung) im Basipterygoidgelenke aufweisen. Die in meiner Arbeit von 1898, p. 280—281 gemachte Angabe, daß der von mir Protractor pterygoidei genannte Muskel das Pterygoid im Basipterygoidgelenke nach vorn ziehe, beruht gleichfalls auf Beobachtungen, die ich bei sehr verschiedenen Lacertiliern, sowohl an frischem wie an Spiritusmaterial, angestellt hatte. STANNIUS hat (1856, p. 45) bei der Aufstellung seiner Einteilung der Reptilien in Monimostylica und Streptostylica auch die Beweglichkeit der Gaumenknochen bei den meisten Streptostylica mit hervorgehoben.

Wie ist FUCHS dazu gekommen, die Richtigkeit der Beobachtungen von NITSCH, BRADLEY und mir in Abrede zu stellen? Hat FUCHS hier nicht über Streptostylie, d. i. über das bewegliche Quadratbein der Eidechsen, geschrieben, ohne die damit zusammenhängenden Bewegungen anderer Schädelknochen genauer zu studieren und ohne von der einschlägigen Literatur genügend Kenntnis zu nehmen?

in ähnlicher Weise nachgeben, wie wir es für *Creosaurus* und *Allosaurus* angenommen haben, nämlich indem sie gehoben werden. Dabei muß irgendwo im Schädeldache eine Biegung stattfinden, und zwar finden wir, daß dieselbe bei Eidechsen an zwei verschiedenen Stellen stattfinden kann. Nicht sehr selten ist eine Biegung des Schädeldaches zwischen den Augenhöhlen (z. B. finde ich dies bei *Uromastix* und *Tupinambis*); dabei findet dann auch eine Durchbiegung der vom Jugale gebildeten postorbitalen Knochenspange statt, und das Quadratbein wird, vom Pterygoid mitgezogen, auch eine geringe Bewegung in seiner Verbindung mit Squamosum, Supratemporale¹⁾ und Processus paroticus ausführen.

Bei vielen Eidechsen aber, wo entweder das Schädeldach zwischen den Augenhöhlen kräftig und breit oder die postorbitale Knochenspange besonders stark ist und mitunter auch Quadratbein und Squamosum noch in ziemlich fester Verbindung miteinander stehen, findet eine Durchbiegung des frontalen Schädeldaches einen größern Widerstand, und die Hebung des Schädeldaches setzt sich weiter nach hinten fort (*Lophura*, *Iguana*, *Lacerta*). Und nun finden wir als typischen Zustand der Eidechsen (auch bei *Tupinambis* und *Uromastix*) weiter hinten zwischen Parietalia (oder Parietale) und Supraoccipitale noch eine Biegungslinie im Schädeldache. Es wird dann auch das Dach der Hirnkapsel bis zum hintern Rande der Parietalia gehoben, natürlich nach hinten zu immer weniger: Squamosum, Supratemporale und Postfrontale (ev. auch das Postorbitale) werden mit bewegt. Man vergleiche hierzu Fig. 1, Taf. 12, wo allerdings der obere Rand des Supraoccipitales nur zum Teil sichtbar ist (bei *). — Es liegen die Parietalia dem Supraoccipitale und den Ohrkapseln nur lose auf; überall finden wir ziemlich reichliches Bindegewebe und Knorpel zwischen diesen Skeletteilen. In den Figg. 6 u. 7 (Taf. 12) ist diese Verbindung bei ziemlicher Vergrößerung abgebildet. Die Knorpel sind keine Fasernknorpel, welche in Anpassung an die Schädelbewegungen neu gebildet sein könnten,

1) Bekanntlich ist die Homologie dieser Knochen noch strittig. Ich habe mich früher (1898) für Eidechsen an GAUPP (in: Morphol. Arb. SCHWALBE, Vol. 4, Heft 1, 1895) angeschlossen, möchte mich aber in dieser Arbeit aus vorwiegend praktischen Gründen und ohne damit in dieser Frage vor der Hand Stellung nehmen zu wollen, der Nomenklatur von THYNG (in: Tufts Coll. Stud., Vol. 2, No. 2, p. 35—73, 1906) anschließen, nenne also das Paraquadratum der Eidechsen wieder Squamosum, GAUPP's Squamosum Supratemporale.

sondern es sind hyaline Knorpel, welche dem Primordialcranium angehören. Es sind ein medialer, oft kräftiger Knorpelstab (Fig. 6, 7 *Pr. a*), der aus den Processus ascendens tecti synotici (GAUPP) hervorgeht, und ein lateraler paariger, zarterer Knorpelstab (Fig. 6, 7 *T. marg*), der sich dem Seitenrande der Parietalia anlegt und der Taenia marginalis (GAUPP) des Primordialcraniums entspricht.¹⁾ Indem nun weiter vorn, nach vorn vom Prooticum, die Wandung der Hirnkapsel und das daran anschließende Septum interorbitale bindegewebig und knorplig bleiben, ist eine kleine Hebung der Parietalia möglich, wobei hinten nur eine geringfügige Biegung und Verschiebung in der Verbindung der Parietalia mit dem Supraoccipitale stattfindet. Diese Schädelbewegung, die typische der Eidechsen, habe ich in Fig. 1, Taf. 12, in schematischer Weise angegeben. Man sieht, wie geringe Bewegungen im hintern Teile des Schädels stattfinden bei einer doch schon nicht unwesentlichen Hebung des Oberkiefers. Eine Bewegung der Quadratbeine gegen die Squamosa braucht dabei nicht stattzufinden, und als zweifellos primitiven Zustand finden wir hier mitunter noch eine recht feste Verbindung. Dagegen muß eine kleine Drehung von Quadratbeinen und Squamosa gegenüber den lateralen Enden der Processus parotici stattfinden, welche letztere mit den beiden genannten Knochen und den Supratemporalia dementsprechend nur durch ziemlich reichliches Bindegewebe und auch Knorpel verbunden sind.

Der Teil des Schädels, der bei der Hebung des Oberkiefers mit bewegt wird, ist also bei Eidechsen größer als bei *Creosaurus* und *Allosaurus* (vgl. Fig. 1 u. 3, Taf. 12). Bei Eidechsen²⁾ wird beim Öffnen des Maules sogar nur ein ganz kleiner Teil des Schädels auf der Wirbelsäule fixiert, nämlich Boden und Seitenwandung der Hirnkapsel und der hintere, vom Supraoccipitale gebildete Teil des Daches derselben, womit dann auch die Processus parotici fest verbunden sind. Dagegen schließen sich bei *Creosaurus* und *Allosaurus* die Parietalia, Frontalia, oberen Jochbogen und posttemporalen Bogen dem auf der Wirbelsäule fixierten Hinterhaupte an.

1) LEYDIG hat diese Verbindung von Supraoccipitale und Parietale schon bei erwachsenen Exemplaren von *Lacerta* und *Anguis* beschrieben und abgebildet und auch schon hervorgehoben, daß die Knorpelstäbchen vom Primordialcranium stammen (LEYDIG, 1872, p. 23, 24, 28, 40, 42, tab. 2, fig. 28, 31, 32; tab. 3, fig. 33, 35; BRADLEY, 1903, p. 482).

2) Selbstverständlich abgesehen von Ausnahmen, die uns im Augenblicke nicht interessieren.

Da es erwünscht ist, für die beiden gegeneinander beweglichen Abschnitte des Schädels sowohl bei Eidechsen wie bei Dinosauriern, Vögeln und auch Schlangen, einen kurzen Ausdruck zur Verfügung zu haben, so möchte ich folgendes vorschlagen. Bei allen diesen Schädeltypen kann man den auf der Wirbelsäule fixierten Teil des Schädels als occipitales Segment bezeichnen, mit einem Ausdrucke, den schon BRADLEY für Eidechsen vorgeschlagen hat (1903, p. 482). Den andern Abschnitt des Schädels, der beim Öffnen des Maules bewegt wird, nennt BRADLEY das frontale Segment. Da diese Bezeichnung sich bei dem kinetischen Schädel der Vögel, der Schlangen und der oben besprochenen Dinosaurier nicht anwenden läßt, weil hier die Frontalia zum occipitalen und nicht zum beweglichen Segmente gehören, so will ich für letztere lieber die Bezeichnung maxillares Segment benutzen. Die Grenzen der beiden Segmente sind natürlich nicht festgelegt, sondern wechseln je nach dem Typus, nach dem der Schädel kinetisch ist.

Und wir können nun gleich zwei Typen von kinetischen Schädeln unterscheiden. Bei *Crocodyrus* und *Allosaurus* sowie bei den übrigen jurassischen und cretaceischen Dinosauriern, wo die Hirnkapsel bekannt ist, ist es unter Verwachsung der Parietalia mit dem Supraoccipitale und den Ohrkapseln und unter Verknöcherung der vordern Wandung der Hirnkapsel zur Bildung einer ganz festen knöchernen Hirnkapsel gekommen. Dadurch ist eine Hebung der Parietalia ausgeschlossen, und die Durchbiegung des Schädeldaches beim Öffnen des Maules muß weiter nach vorn, etwa in der Mitte des Schädeldaches, stattfinden (Fig. 3, Taf. 12). Genau so ist es auch bei Vögeln (Fig. 2, Taf. 12). Für diesen Typus schlage ich den Namen mesokinetisch vor, wegen der Lage der Biegungsstelle etwa in der mittlern Region des Schädeldaches. Bei Eidechsen dagegen liegt die typische Biegungsstelle viel weiter hinten, zwischen Parietalia und Supraoccipitale; es ist eine hintere Biegungslinie vorhanden, und einen solchen Schädel möchte ich metakinetisch nennen (Fig. 1, Taf. 12). Kommt, wie bei einigen Eidechsen, neben einer hinteren Biegungslinie noch eine Durchbiegung des Schädeldaches zwischen den Augenhöhlen vor, so kann man von einem amphikinetischen Schädel reden (*Tupinambis*, *Uromastix*). Selten wird bei Eidechsen die hintere Biegungslinie ganz zurückgebildet, so daß der Schädel mesokinetisch wird (z. B. bei *Amphisbaena*).

Viele Eidechsen zeigen einen besonders lockern, beweglichen Zusammenhang von Parietalia und Supraoccipitale (*Lacerta ocellata*,

Geckoniden), welche nur als Folge einer weitem progressiven Ausbildung der hintern Biegungslinie gedeutet werden kann. Aber es erscheint nicht fraglich, daß bei den Eidechsen der metakinetische Schädeltypus mit der hintern Biegungslinie älter ist als der amphikinetische oder mesokinetische. Denn letztere beiden Typen sind nur möglich bei leichtem Bau der postorbitalen Knochenspangen und sehr gelockerter Verbindung der Quadratbeine mit den temporalen Deckknochen; und Vergleichung mit *Sphenodon* und andern Diaptosauriern sowie die Erwägung, daß schließlich alle diese Tiere von Reptilien mit geschlossener Schädeldecke abstammen, macht es sicher, daß die oben angegebenen Bedingungen für den mesokinetischen Schädelzustand bei den primitiven Eidechsen nicht gegeben waren. Dagegen ist es beim metakinetischen Schädel für die Bewegungen gleichgültig, ob die Jochbogen stark sind und fest mit den Quadratbeinen verbunden sind oder nicht, denn die Bewegungen finden dann an andern Stellen des Schädels statt. Es könnte sogar ein vollkommen geschlossenes Schädeldach vorhanden sein, ohne daß dadurch eine Bewegung nach dem metakinetischen Typus unmöglich wäre.

Ich glaube nun, wir müssen annehmen, daß auch *Sphenodon* von einem Diaptosaurier mit metakinetischem Schädel abstammt. Denn Muskeln, welche den Schädelpterygoidmuskeln (Protractor pterygoidei usw.) der Eidechsen entsprechen, kommen auch den Vögeln zu (Orbitoquadratus usw.; vgl. EDGEWORTH, 1907, p. 527 bis 531), müssen also bei den gemeinsamen Stammformen auch vorhanden gewesen sein, und diese waren wohl primitive Diaptosaurier, zu denen auch die Stammformen von *Sphenodon* gehörten. Auch hat EDGEWORTH (1907, p. 531) den sehr wichtigen Nachweis gebracht, daß diese Muskeln bei *Sphenodon*-Embryonen noch angelegt werden und zwar in so guter Ausbildung, daß ich nur eine ganz rezente Rückbildung derselben anzunehmen vermag. Beim erwachsenen *Sphenodon* fehlen diese Muskeln; auch ich habe sie bei einer vor einigen Jahren vorgenommenen Untersuchung vermißt.¹⁾ Die primitiven Reptilien müssen diese Muskeln schon von Amphibien (und in

1) Der M. depressor palpebrae inferioris der Reptilien gehört bekanntlich auch zu dieser Muskelgruppe; auf ihn habe ich bei meiner Untersuchung von *Sphenodon* nicht geachtet. Nach EDGEWORTH (1907, p. 530) scheint er auch beim erwachsenen *Sphenodon* vorhanden zu sein; aber er inseriert hier nicht am Pterygoid und hat für uns keine weitere Bedeutung.

letzter Instanz von Fischen) ererbt haben, wie auch daraus hervorgeht, daß ich bei einer Gattung der Gymnophionen (bei erwachsenen Exemplaren von *Siphonops annulatus* auf Schnittserien) diese Muskeln, und dabei ein gut entwickeltes Basipterygoidgelenk, gefunden habe. So sprechen mehrere Gründe dafür, daß Muskeln, welche von der Hirnkapsel zum Pterygoid und Quadratbein zogen, auch bei primitiven Reptilien vorhanden gewesen sein werden. Wenn aber diese Muskeln bei den Diaptosauriern auftraten, dann fragt sich, welcher Art bei diesen Tieren die vom Schädel bei Kontraktionen dieser Muskeln ausgeführten Bewegungen waren. Daß die Bedeutung dieser Muskeln nur in einer Fixierung der Pterygoide an der Schädelbasis lag, ist nicht anzunehmen, denn dies konnte viel einfacher und besser in anderer Weise, durch Bänder oder gar durch Verwachsung unter Rückbildung des Basipterygoidgelenkes, erreicht werden. Es kann sich nur um Verschiebungen der Pterygoide und der damit fest verbundenen Quadratbeine gehandelt haben, die zu einer Hebung und Senkung des Oberkiefers führten.¹⁾ Das ist die Funktion, die diese Muskeln bei Eidechsen, Schlangen und Vögeln noch haben und die sie auch bei einigen Dinosauriern hatten. Es war nun aber bei primitiven Diaptosauriern das Schädeldach durch die kräftigen obern und untern Jochbogen und postorbitalen Knochenspannen und durch den ausgedehnten Zusammenhang der Jochbogen und Squamosa mit den Quadratbeinen zweifellos so fest, daß ein mesokinetischer Schädelzustand, das ist eine Durchbiegung des Schädeldaches irgendwo nahe der Mitte des Schädels, ausgeschlossen oder doch sehr eingeschränkt war. Der Schädel könnte demnach nur metakinetisch gewesen sein, und so entsteht die Frage, ob diesen alten Reptilien schon eine hintere Biegungslinie, zwischen Parietalia und Supraoccipitalia, zugekommen ist, welche die Schädelpterygoidmuskeln und das Basipterygoidgelenk uns anzunehmen nötigen.

Für das hohe Alter dieser hintern Biegungslinie spricht ihr Bau bei Eidechsen; die Knorpel, welche sich an der Verbindung von Supraoccipitale und Parietalia beteiligen, sind keine Neubildungen, sondern gehören dem Primordialcranium an (vgl. S. 195).

1) EDGEWORTH (1907) zieht aus seinen interessanten Befunden Schlußfolgerungen, die von meinen Ansichten erheblich verschieden sind. Ich werde in einer spätern Arbeit Gelegenheit haben, darauf näher einzugehen; hier müßte ich zu weit ausholen und zu Vieles berühren, was für unsere Besprechung des Dinosaurierschädels unwesentlich ist.

Eine hintere Biegungslinie kam wahrscheinlich den beiden primitiven triassischen Dinosauriern *Anchisaurus* und *Thecodontosaurus* zu, wie weiter unten ausführlicher besprochen wird. Bei *Sphenodon* ist die hintere Biegungslinie noch insoweit angedeutet, als sich zwischen Parietalia und Supraoccipitale auch bei ganz erwachsenen Tieren immer noch eine ziemlich dicke Bindegewebsschicht, lateralwärts auch noch Knorpel befindet und es nirgends zu einer festen Nahtverbindung von Dach- und Seitenwandungen der Hirnkapsel kommt. Schließlich sei darauf hingewiesen, daß bei den permischen Pelycosauriern, welche wohl mit Recht von BAUR und CASE, von BROOM und von OSBORN als eine mit den Rhynchocephaliern verwandte Ordnung der Reptilien betrachtet werden, auch eine hintere Biegungslinie vorhanden gewesen zu sein scheint. Aus den Figuren und der Beschreibung von CASE (1904; besonders 1907, tab. 11, fig. 7; tab. 19, fig. 3) geht hervor, daß man den Schädel von *Dimetrodon* genau in derselben Weise wie den Schädel der Eidechsen in ein kleines occipitales und ein großes maxillares Segment zerlegen kann, welche nirgends durch feste Knochennähte miteinander in Zusammenhang stehen. CASE bildet für *Dimetrodon incisurus* auf seiner tab. 11, fig. 7 (1907) den obern Rand des Supraoccipitales, der aus dem Zusammenhange mit der Parietalia getreten ist, als gänzlich unbeschädigt und ohne jeden Bruch ab; und besonders interessant ist, daß CASE in seiner Rekonstruktion eines Schädels von *Dimetrodon gigas* auf tab. 19, fig. 3 den obern Rand des Supraoccipitales in einiger Entfernung von den Parietalia und ohne Zusammenhang mit denselben zeichnet, so daß man zwischen beiden Knochen reichlich Knorpel oder Bindegewebe annehmen muß. Es ist nach CASE's Beschreibung möglich, daß der Schädel von *Dimetrodon* metakinetisch war, wie wir es eben für die ältern Diaptosaurier, wozu auch die Pelycosaurier gehören, nachzuweisen versuchen.

Aus diesen Gründen glaube ich annehmen zu dürfen, daß der kinetische Schädelzustand der Eidechsen, Schlangen, Vögel und einiger Dinosaurier keine Neubildung aus einem akinetischen Zustande ist, sondern aus einem metakinetischen Zustande des Schädels der Diaptosaurier abgeleitet werden muß. Hintere Biegungslinie und Basipterygoidgelenke¹⁾ sind primitive Bildungen, die schon den Stammformen von *Sphenodon* zukamen.

1) Ich stimme also GAUPP bei (1905, p. 779), wenn er im Basipterygoidgelenke von *Sphenodon* ein primitives Gebilde erblickt. FUCHS

Am besten kann man sich diese Bewegungen nach dem metakinetischen Typus bei Diaptosauriern dadurch klarmachen, daß man sich das kleine occipitale Schädelsegment mittels der knorpelig-bindegewebigen Befestigung des Supraoccipitales an den Parietalia und

(1909, p. 157) hat neuerdings diese Meinung GAUPP's zurückgewiesen und sieht in der Verbindung von Pterygoid und Basisphenoid bei *Sphenodon* höchstens die Vorstufe eines in Ausbildung begriffenen Gelenkes. FUCHS geht dabei auf die von GAUPP früher (1902, p. 215) gegebene Begründung seiner Ansicht, nämlich auf die große Verbreitung dieses Gelenkes bei recht verschiedenen Wirbeltieren, gar nicht ein, so daß es den Anschein erwecken könnte, als ob GAUPP nur eine auf den Verhältnissen bei *Sphenodon* beruhende Begründung seiner Ansicht gegeben hätte. Ich vermute, daß der betreffende Passus bei GAUPP (1902) FUCHS entgangen ist. Es ist nicht fraglich, daß GAUPP hier recht hat. Erstens ist es schon merkwürdig, daß das Gelenk beim Embryo von *Sphenodon* sehr gut entwickelt ist (vgl. HOWES & SWINNERTON, 1901, tab. 4, fig. 3), während es, soweit bekannt, beim Erwachsenen nur noch sehr geringe Bewegungen gestattet und schwach entwickelt erscheint (genauere Untersuchungen bei Erwachsenen sind mir nicht bekannt). Dann spricht für GAUPP's Ansicht, daß beim *Sphenodon*-Embryo Muskeln angelegt werden, die vom Hirnschädel zum Palatoquadratum ziehen (EDGEWORTH, 1907, p. 531), und drittens die außerordentlich weite Verbreitung des Gelenkes, wovon GAUPP mehrere Beispiele gegeben hat. Ich kenne das Gelenk von folgenden Landwirbeltieren, zum Teil nach eignen Untersuchungen, zum Teil nur nach Literaturangaben und Abbildungen. Schon bei Amphibien ist das Gelenk nicht selten. Nach WIEDERSHEIM (1877) kommt es vor bei den primitiven Urodelen *Ranodon*, *Salamanclrella*, *Ellipsoglossa* und *Plethodon*. Von Anuren ist es schon längst bekannt. Ich finde es unter Gymnophionen bei *Siphonops annulatus* und bei Embryonen von *Hypogeophis* (Schnittserien von letzterer zeigte mir in freundlichster Weise Herr Dr. MARCUS). Von Stegocephalen scheint das Gelenk allerdings bis jetzt noch nicht bekannt zu sein, dagegen kam es vielen Reptilien zu (wenn auch vielleicht nicht alle Fälle, wo es angegeben wird, sicher feststehen). Wichtig ist dann vor allem das Auftreten bei den primitiven Cotylosauriern und Diaptosauriern; ich nenne *Labidosaurus*, *Strophospondylus*, *Bolosaurus*, *Procolophon*, *Dimetrodon*, wahrscheinlich *Palaeohatteria*. Weiter tritt es auf bei *Mystriosuchus* (Phytosaurier), bei Dinosauriern, vielleicht bei Pterosauriern (*Scaphognathus*?, *Ramphorhynchus*?), bei Lacertiliern und, in Rückbildung, gelegentlich bei Schlangen. Von Vögeln ist schon längst überzeugend nachgewiesen worden, daß ein Basipterygoidgelenk ein ursprüngliches Merkmal ihres Schädels ist und daß, wo es jetzt fehlt, nur Rückbildung vorliegen kann. Und nach FUCHS sollte sich das Gelenk bei *Sphenodon* gebildet haben, ohne daß schon Bewegungen im Schädel möglich wären. Dieses Tatsachenmaterial scheint mir einen genügenden Beweis für die Ursprünglichkeit des Basipterygoidgelenkes auch bei *Sphenodon* zu liefern.

mittels der lateralen Enden der Processus parotici an den Quadratbeinen und den angrenzenden Deckknochen aufgehängt denkt, so daß es im Innern des hintern Teiles des Schädeldaches kleine Pendelbewegungen von vorn nach hinten und zurück ausführen kann, deren Größe auch mir von der Beweglichkeit im Basispterygoidgelenke bestimmt wird. Tatsächlich war es selbstverständlich gerade umgekehrt: das kleine occipitale Segment ist auf der Wirbelsäule fixiert zu denken, das große maxillare Segment, wozu in diesem Falle das ganze Schädeldach gehört, war das bewegliche. In Fig. 4, Taf. 12 habe ich versucht, diese Bewegungen darzustellen, während Fig. 5 zeigen soll, wie etwa das occipitale Schädelsegment im Schädeldache aufgehängt war.

Ich möchte hervorheben, daß es sich hierbei gar nicht um eine willkürliche hypothetische Annahme handelt: denn viele Eidechsen zeigen noch annähernd diesen Zustand, nur modifiziert durch Verlust des untern Jochbogens und durch Lockerung der Verbindung des Quadratbeins sowohl mit dem Pterygoid wie mit dem Squamosum, wodurch der Schädel typisch streptostyl wird. Auch weicht der Schädel von *Sphenodon* von diesem metakinetischen Schädel nicht erheblich ab. Es hat ein engerer Anschluß der Pterygoide und Epipterygoide an die Wandung der Hirnkapsel stattgefunden; auch dürfte die hintere Biegungslinie etwas weniger deutlich geworden sein. Dadurch ist der Schädel fester geworden und ging mit der Beweglichkeit der Pterygo-Quadrata auch jene Muskelgruppe verloren, welche bei den Stammformen die Bewegungen des Schädels beherrschte. Dies ist aber eine so rezente Umbildung, daß diese Muskeln noch deutlich angelegt werden. Es scheint mir wahrscheinlich, daß die grabende und schwimmende Lebensweise bei *Sphenodon* zu diesem festern Bau des Schädels geführt hat.

Dieser bewegliche Schädel der Diaptosaurier paßt in die von STANNIUS gegebene Einteilung der Reptilienschädel in streptostyle und monimostyle nicht hinein. Denn er ist nicht monimostyl, weil der Gaumen beweglich ist, und nicht streptostyl, weil Quadratbein und Squamosum fest miteinander verbunden sind. Es ist besonders dieser Typus der Schädelbewegungen, welcher mich dazu veranlaßt hat, neben den alten STANNIUS'schen Ausdrücken meine neuen Bezeichnungen kinetisch und akinetisch in Vorschlag zu bringen (vgl. S. 180).

Dann brauchen wir auch die mißliche Frage nicht aufzuwerfen, ob man den metakinetischen Schädel der primitiven Diaptosaurier

als monimostyl oder als streptostyl bezeichnen muß, eine Frage, in welcher sich kaum Einigkeit erreichen ließe, wo keine dieser beiden Bezeichnungen sich, wie wir gesehen haben, im ursprünglichen Sinne von STANNIUS auf diese Diaptosaurierschädel anwenden lassen.

So kommen wir dazu, die S. 193 aufgeworfene Frage, woher die Schädelbewegungen von *Crocotaurus* und eventuell *Allosaurus* kommen könnten, dahin zu beantworten, daß dieselben aus Schädelbewegungen hervorgegangen sein müssen, welche den Stammformen der Dinosaurier, den Diaptosauriern, zukamen. Es erübrigt uns jetzt, zu prüfen, inwieweit eine Ableitung mit Umbildung des metakinetischen zum mesokinetischen Zustande möglich erscheint und was uns hierüber die Schädel der triassischen Theropoden lehren.

4. Schädel der triassischen Theropoden.

Es kommen hier nur *Anchisaurus* und *Thecodontosaurus* in Betracht; von andern triassischen Gattungen kennen wir den Schädel gar nicht, oder es sind zu ungenügende Bruchstücke bekannt. Auch das sonst gut erhaltene Hinterhauptsfragment von *Platcosaurus erlenbergiensis* gibt uns keine Auskunft über die uns hier interessierenden Details (vgl. v. HUENE, 1907—1908, p. 42).

Und da kann gleich festgestellt werden, daß, während die geologisch jüngern Theropoden, soweit bekannt, alle eine solide, beinahe ganz knöcherne Hirnkapsel ohne hintere Biegungslinie besaßen, ein metakinetischer Zustand also ausgeschlossen war, die Schädel von *Anchisaurus* und *Thecodontosaurus* sich dagegen, soweit sie bekannt sind, dem metakinetischen Schädeltypus anschließen.

Von *Thecodontosaurus* kennen wir ein sehr schönes Hinterhaupt (MARSH, 1892; v. HUENE, 1907—1908, p. 192), wovon ich hier 2 Abbildungen nach den Figuren von MARSH gebe (Fig. H u. J; man vergleiche auch die sehr guten Abbildungen nach Photographien bei v. HUENE, tab. 76, fig. 1). Das Original habe ich nicht gesehen, aber Herr v. HUENE zeigte mir in freundlichster Weise einen Abguß desselben. Dieses Hinterhaupt hat sich vom übrigen Schädel, der nicht bekannt ist, abgetrennt und ist, bis auf den abgebrochenen distalen Teil des rechten Processus paroticus, das vollständige occipitale Schädelsegment eines metakinetischen Schädels, welches sich bekanntlich auch bei Eidechsen leicht aus dem Verbande mit dem übrigen Schädel herauslösen läßt. Die Parietalia¹⁾ waren offenbar nicht in

1) Man vergleiche bei v. HUENE, 1907—1908, p. 419; die Parietalia

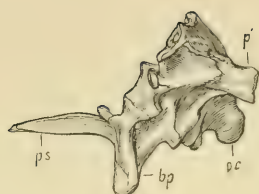


Fig. H.

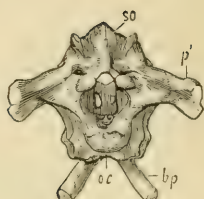


Fig. J.

Fig. H. Occipitales Schädelsegment von *Thecodontosaurus*, von der Seite gesehen (nach MARSH, 1892, tab. 17, fig. 1). 1:2.

bp Basipterygoidfortsatz. *oc* Hinterhauptscondylus. *p'* Processus paroticus.
ps parasphenoidales Rostrum.

Fig. J. Occipitales Schädelsegment von *Thecodontosaurus*, von hinten gesehen (nach MARSH, 1892, tab. 17, fig. 2). 1:2.

bp Basipterygoidfortsätze. *oc* Hinterhauptscondylus. *p'* Processus paroticus.
so Supraoccipitale.

fester Verbindung mit den Ohrkapseln, denn der obere Rand der letztern fällt so schräg nach vorn und unten ab, daß er wohl kaum mit den Parietalia in direkte Berührung trat (vgl. Fig. H). Der obere Rand des Supraoccipitales ist zweifellos ganz; er hat sich ohne Bruch von den Parietalia gelöst. In der Mitte zeigt dieser Rand eine kleine stumpfe Spitze, wo offenbar ein knorpliger Processus ascendens abging (vielleicht war derselbe sehr kurz), der den Zusammenhang mit den Parietalia vermittelte. Jederseits davon muß zwischen Parietalia und Supraoccipitale ziemlich reichliches Bindegewebe gelegen haben bis zu einem kleinen lateral liegenden Fortsatz, auf welchem die Parietalia wahrscheinlich direkt auflagen und einen Stützpunkt fanden, entsprechend der Stelle † in Fig. 7 (Taf. 12) bei *Tupinambis*.¹⁾ Der obere Kontur des Supraoccipitales bei *Thecodontosaurus* stimmt so sehr mit demjenigen der Eidechsen überein (vgl. Fig. J mit Fig. 7, Taf. 12), daß man annehmen muß, auch der *Thecodontosaurus*-Schädel habe eine hintere zwischen Parietalia und Supraoccipitale gelegene Biegungslinie besessen. Die Processus parotici waren wie bei Eidechsen gebaut; eine Andeutung dafür, daß sie mit den temporalen Deckknochen oder den Quadrat-

fehlen an dem bekannten Stücke. Wo v. HUENE, p. 193, von Parietalia redet, handelt es sich meiner Ansicht nach nur um das Supraoccipitale, wie aus Vergleichung mit *Sphenodon* und *Lacertiliern* hervorgeht.

1) Es scheint mir auch möglich, daß diese kleinen lateralen Tuberkel die verknöcherten Bases der Taeniae marginales sind, aber wahrscheinlicher ist es mir doch, daß diese weiter lateralwärts abgingen.

beinen in feste Nahtverbindung traten, liegt nicht vor. Die Schädelkapsel ist nach vorn ganz offen, d. h. ihre Wand war dort knorplig und bindegewebig. Lange Basipterygoidfortsätze mit gerundeten, auf Gelenkfacetten hinweisenden Endflächen (vgl. v. HUENE, tab. 76, fig. 1a) deuten an, daß Basipterygoidgelenke vorhanden waren.

Hieraus geht hervor, daß der Schädel von *Thecodontosaurus* metakinetisch gewesen sein kann; ob er es auch war und nicht vielleicht auch mehr oder weniger mesokinetisch, kann erst der Bau des gänzlich unbekannten maxillaren Schädelsegments lehren.

Den Schädel von *Anchisaurus colurus* haben MARSH (1892 u. 1906, p. 148) und v. HUENE (1906, p. 6) beschrieben und abgebildet. Ich habe den Schädel im Peabody-Museum von Yale-University gesehen und entnehme meinen Notizen folgende Angaben. Der Schädel ist stark zusammengepreßt, und mehrere Knochen sind verschoben. Dabei ist der obere Rand des Supraoccipitales frei geworden; er ist

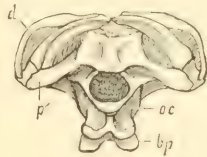


Fig. K. Hintere Schädelansicht von *Anchisaurus colurus*: die Quadrata sind nicht angegeben (nach MARSH, 1892, tab. 16, fig. 2; auch 1896, tab. 3, fig. 2). 1:2. bp Basipterygoidfortsätze. d obere Temporalgrube. oc Hinterhauptseondylus. p' Processus parotici.

beinahe unbeschädigt, so daß wohl keine feste Verbindung (sicher keine Nahtverbindung) mit den Parietalia vorhanden war. Auch erscheint es nicht zweifelhaft, daß die Hirnkapsel vorn nicht verknöchert war. Kurze Basipterygoidfortsätze mit einer, soweit ersichtlich, nach unten gekehrten Gelenkfacette für die Pterygoide sind vorhanden. Das Ende der Processus parotici ist gerundet und unbeschädigt aus dem Verbands mit Quadratum und temporalen Deckknochen gelöst, ein Zeichen, daß auch an dieser Stelle keine feste Nahtverbindung von occipitalem und maxillarem Schädelsegment vorhanden war. Der von MARSH gegebenen und hier in Fig. K reproduzierten Rekonstruktion der hintern Schädelansicht kann ich beistimmen. Man sieht ohne weiteres, daß die Verhältnisse dieselben sind wie bei Lacertiliern und *Sphenodon* (vgl. Fig. L) und zu einem metakinetischen Zustande des Schädels gut stimmen. Die Pterygoide fehlen; offenbar sind sie verschoben und waren also mit

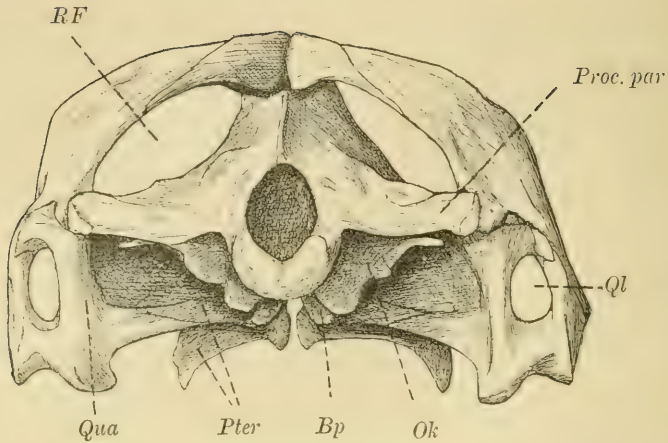


Fig. L. Hintere Schädelansicht von *Sphenodon*, etwas von rechts. 2:1.
Bp Basipterygoidfortsatz. *Ok* Ohrkapsel. *Proc. par* Processus paroticus. *Pter* Pterygoid. *Ql* Quadratloch. *Qua* Quadratbein. *RF* retrotemporales Fenster.

der Hirnkapsel wohl nicht fest verbunden. Vielleicht war auch schon ihr Zusammenhang mit den Quadratbeinen gelockert, was auf einen schwach mesokinetischen Zustand hinweisen könnte. Nach dem Baue des ganzen Schädels scheint ein mesokinetischer Zustand möglich. Man vergleiche die Figuren von MARSH, besonders die hier in Fig. M. wiedergegebene Seitenansicht des Schädels und die Text-

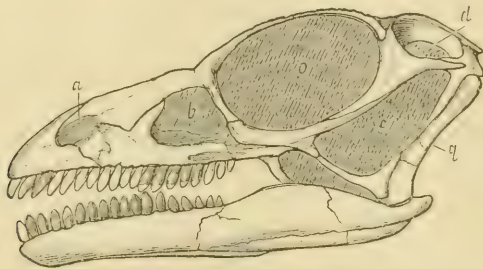


Fig. M. Seitenansicht des Schädels von *Anchisaurus colurus* (nach MARSH, 1892, tab. 15, fig. 1; auch 1896, tab. 2, fig. 1). 1:2.

a Nasenöffnung. *b* Foramen antorbitale. *c* unteres, und *d* oberes Temporalfenster.
o Augenhöhle. *q* Quadratbein.

figur 10 bei v. HUENE (1906). Das Schädeldach zwischen den großen Augenhöhlen (nach v. HUENE sind diese wahrscheinlich nicht so groß, wie MARSH sie angegeben hat) ist nicht so breit und dick, daß eine geringe Biegsamkeit dort ausgeschlossen erscheint; auch ist die post-

orbitale Knochenspange zart (Fig. M. zwischen *o* u. *c*). Bei einem mesokinetischen Schädel muß auch der Zusammenhang von Quadratbein und Squamosum gelockert sein, da in diesem Falle bei Hebung des Oberkiefers zwischen Quadratbein und Squamosum Spannungen entstehen (falls nicht die posttemporale Knochenspange sehr zart ist, was hier aber nicht zutreffen dürfte). Es scheint mir sehr fraglich, ob hier tatsächlich schon eine wesentliche Lockerung stattgefunden hat. Das Squamosum schickt am äußern vordern Rande des Quadratbeins einen langen Fortsatz ventralwärts, und der Zusammenhang sieht so aus, als ob keine Lockerung stattgefunden hätte. Bemerkenswert ist aber doch folgende Äußerung v. HÜENE'S (1906, p. 7): „Das Quadratum scheint aber nicht mit diesem Fortsatz (d. i. der absteigende Fortsatz des Squamosum) verwachsen zu sein.“

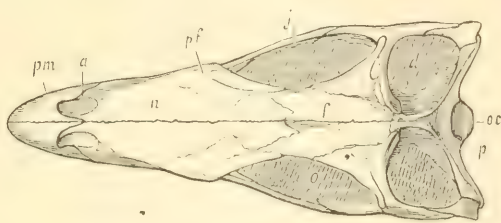


Fig. N. Obenansicht des Schädels von *Anchisaurus colurus* (nach MARSU, 1892, tab. 16, fig. 1; auch 1896, tab. 3, fig. 1). 1:2.

a Nasenöffnung. *d* oberes temporales Fenster. *f* Frontale. *j* Jugale. *n* Nasale.
o Augenhöhle. *oc* Hinterhauptscndylus. *p* Parietale. *pf* Präfrontale.
p. m Prämaxillare.

Es scheint mir also das leider noch sehr beschränkte Material von triassischen Theropoden zu beweisen, daß diese Tiere am Schädel noch eine hintere Biegungslinie besaßen: sie waren in dieser Beziehung wesentlich primitiver als die jurassischen Theropoden, und ihr Schädel schloß sich dem typischen metakinetischen Diaptosaurierschädel direkt an. Wahrscheinlich war sowohl bei *Anchisaurus* wie bei *Thecodontosaurus* der Schädel auch metakinetisch, wobei unentschieden bleibt, ob bei dem leichten Bau des Schädels von *Anchisaurus* die Hebung des Oberkiefers vielleicht schon eine geringe Biegung des Schädeldaches zwischen den Augenhöhlen zur Folge gehabt hat, der Schädel also amphikinetisch war.¹⁾ Für die Ver-

1) FUCHS (1909, p. 163) hält anscheinend das Quadratbein und wohl den ganzen Kiefergaumenapparat von *Anchisaurus* für unbeweglich. Nur wenn der Zusammenhang zwischen postorbitaler Spange und unterm Joch-

breitung einer hintern Biegungslinie im Schädeldache und demnach für das Auftreten eines metakinetischen Schädels bei primitiven Dinosauriern spricht noch ein interessanter Befund an einem Hinterhaupt von *Hypsilophodon foxii*, bekanntlich keinem Theropoden, sondern einem zu den Prädentaten (Orthopoden oder Ornithischiern) gehöriger Dinosaurier, und zwar einem primitiven Vertreter derselben. Dieses Hinterhaupt ist von OWEN (1874, tab. 2, fig. 1) und HULKE (1883, tab. 71, fig. 3) abgebildet und beschrieben worden. Beide Abbildungen zeigen, wie das Supraoccipitale einen schwach eingebuchteten oberen Rand aufweist, so daß offenbar zwischen diesem Knochen und den Parietalia ziemlich viel Bindegewebe lag. Die mediale Leiste (Fig. O, bei *) setzte sich nach oben wohl in

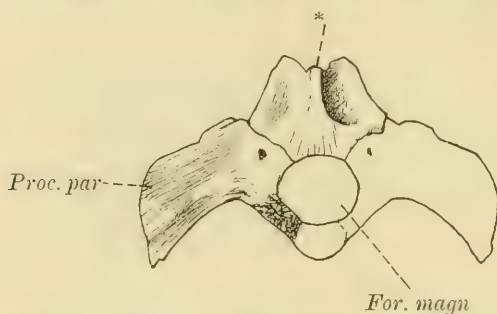


Fig. O. Hinterhaupt von *Hypsilophodon foxii* (nach OWEN, 1874, tab. 2, fig. 1). 1:1 (wahrscheinlich).

For. magn Foramen magnum. *Proc. par* Processus paroticus. * medialer Fortsatz, von welchem wahrscheinlich der knorpelige Processus ascendens tecti synotici ausging.

einem Knorpel fort, welcher dem Processus ascendens tecti synotici bei erwachsenen Eidechsen entsprach (vgl. Fig. 7, Taf. 12, *Pr. a*). Die große Ähnlichkeit mit Eidechsen hat schon OWEN betont und mit Figuren belegt. Nach der Größe zu urteilen, war das Exemplar von *Hypsilophodon*, zu dem dieses Hinterhaupt gehört, noch nicht ganz ausge-

bogen gelöst wäre, wäre nach ihm wahrscheinlich eine geringe Beweglichkeit des Quadratbeins möglich gewesen. Nach meinen Erfahrungen am amphikinetischen Eidechschenschädel ist aber jener Zusammenhang kein Hindernis für schwache Schädelbewegungen vom mesokinetischen Typus. Für Bewegungen nach metakinetischem Typus ist die Ausbildung dieser postorbitalen Spange überhaupt ohne Bedeutung, weil in diesem Falle in ihr gar keine Bewegungen stattfinden. Die Möglichkeit einer metakinetischen Bewegung löst diese Frage in einer Weise, die FUCHS nicht erwarten konnte.

wachsen, wie schon HULKE (1883, p. 1037) hervorgehoben hat, und es lag vielleicht nur ein jugendlicher Zustand des Hinterhaupts vor der bei alten Tieren unter fester Verwachsung von Dach und Seitenwandungen der Hirnkapsel verloren gegangen sein würde. Aber dieses Stück von *Hypsilophodon* weist darauf hin, daß die Stammformen der Prädentaten ein eidechsenartiges Hinterhaupt mit hinterer Biegungslinie hatten, wie wir es auch bei triassischen Theropoden gefunden haben und wie es einem primitiven metakinetischen Schädelzustande entspricht. Wir müssen auch aus diesem Befunde schließen, daß *Anchisaurus* und *Thecodontosaurus* primitive Verhältnisse aufweisen. Und so kommen wir zum Schluß, daß die primitiven Dinosaurier sich den Diaptosauria noch darin näherten, daß ihr Schädel metakinetisch war, vielleicht schon mit Andeutungen eines sich entwickelnden amphikinetischen Zustandes. Streptostyl waren sie nicht, da das Quadratbein anscheinend noch unbeweglich mit dem Squamosum verbunden war.

5. Phylogenetische Betrachtungen über die Schädelbewegungen der Theropoden.

Versuchen wir an der Hand obenstehender Erörterungen die Umbildungen der innern Schädelbewegungen, die bei theropoden Dinosauriern im Laufe der Zeiten stattfanden, zusammenfassend darzustellen, so kommen wir zu etwa folgendem Ergebnisse.

Den Ausgang bildete ein ziemlich fester, typischer, metakinetischer Diaptosaurierschädel, also ein Schädel mit hinterer Biegungslinie im Schädeldach, mit kräftigen Jochbogen, fester Verbindung der Quadratbeine mit den temporalen Deckknochen, mit großen posttemporalen Fenstern, nach vorn nur häutig geschlossener Hirnkapsel; weiter mit fest verbundenen Pterygoiden und Quadratbeinen und dazu Epipterygoiden, welche mit der Wandung der Hirnkapsel nicht in Verbindung traten (vgl. Taf. 12, Fig. 4 u. 5).

Die Schädel der primitiven triassischen Theropoden standen diesem Schädeltypus noch sehr nahe, waren aber viel leichter gebaut, was wohl in Zusammenhang stand mit dem aufrechten Gange und der Streckung des Halses, welches beide nur bei leichtem Bau des Kopfes möglich ist. Dadurch wurde aber bei der Hebung des Oberkiefers eine Durchbiegung des Schädeldaches zwischen den Orbitae möglich. Der Schädel konnte zu gleicher Zeit meta- und mesokinetisch sein, also amphikinetisch, wie bei einem Teile der Eidechsen (vgl. S. 194). Nun erfolgte bei den Theropoden eine für ihre Schädel-

bewegungen wichtige Umbildung: Die Hirnkapsel wurde zu einer immer festern und mehr geschlossenen Knochenkapsel, wobei die hintere Biegungsgrenze und der metakinetische Zustand allmählich aufgehoben wurden. Je fester allmählich die Hirnkapsel wurde, um so mehr nahm auch bei der Hebung des Oberkiefers die Spannung im Schädeldache nach vorn von der Hirnkapsel sowie in den verschiedenen Knochenspangen der Temporalgegend zu. Am amphikinetischen Schädel nahm die vordere Biegungslinie, die an der dünnsten Stelle des Schädeldaches, das war zwischen den großen Augenhöhlen, entstanden war, immer mehr an Bedeutung zu. Der mesokinetische Zustand rückte in den Vordergrund. Da die Squamosa und die Supratemporalia fest mit den Parietalia verbunden waren und dieser Zusammenhang durch Verkleinerung der posttemporalen Fenster sich ausdehnte und weiter an Festigkeit zunahm (vgl. OSBORN, 1903, fig. 1 und meine Fig. F, S. 189, wo man sieht, wie bei *Ceratosaurs* die posttemporalen Fenster ganz verschwunden sind), so entstand eine erhebliche Spannung in der Verbindung des obern Endes der Quadratbeine mit jenen Knochen. Nun war schon durch die Verkleinerung der temporalen Deckknochen der Zusammenhang vom Quadratbein mit dem Squamosum in Ausdehnung zurückgegangen, und so konnte eine weitgehende Lockerung dieser Verbindung infolge der beim Heben des Oberkiefers auftretenden Spannung erfolgen und der mesokinetische Zustand sich ausbilden.

Dabei kommt in Betracht, daß schon von vornherein das Quadratbein mit einem gerundeten obern Ende in eine entsprechende regelmäßige Vertiefung des Squamosums paßte. Denn daß dies so war, geht mit genügender Wahrscheinlichkeit daraus hervor, daß bei verschiedenen Reptilien diese Art der Verbindung auftritt, so bei *Chelone* und, was für uns namentlich wichtig ist, bei *Sphenodon*. Dies ist meiner Ansicht nach bei diesen Tieren nicht die Folge einer frühern gelenkigen Verbindung von Squamosum und Quadratbein, sondern nur dadurch entstanden, daß sich das Squamosum als Deckknochen der gegebenen gerundeten Form des obern Endes des Quadratbeins angepaßt hat und diese Verbindung sich nicht zu einer zackigen Nahtverbindung umbildete. Es liegt kein Grund vor, der uns zwingen könnte, anzunehmen, daß jemals bei den Stammformen von *Chelone* oder *Sphenodon* ein Gelenk zwischen Quadratbein und Squamosum vorhanden gewesen sei, wie es M. FÜRBRINGER, wenn ich ihn richtig verstehe, anzunehmen geneigt ist (1902, p. 599, Anmerkung; vgl. 1904, p. 585). Die temporalen Deckknochen traten wohl schon von

ihrer ersten Entstehung an in festen Zusammenhang mit dem Außenrande des Quadratbeins, nicht in einer gelenkigen Verbindung mit diesem Knochen. Ein altes Gelenk lag nur, soweit ich die Verhältnisse zu deuten vermag, zwischen Quadratbein und Processus paroticus, und dieses Gelenk war beim metakinetischen Schädel von einiger Bedeutung und ist deswegen eben bei Eidechsen in anscheinend zum Teil primitiver Gestalt, wenn auch unter teilweiser Rückbildung, erhalten geblieben (vgl. VERSLUYS, 1903B, p. 124—132; das Gelenk liegt zwischen Quadratbein und Intercalare).

Während also das dorsale Ende des Quadratbeins vom Squamosum umwachsen wurde, bildete der Außenrand des untern Knochens ursprünglich mit dem absteigenden Fortsatze des Squamosums und dem daran sich fest anschließenden Quadratojugale eine feste Nahtverbindung. Letztere mußte gelockert werden, war aber vielleicht bei primitiven Dinosauriern schon etwas eingeschränkt durch schwächere Entwicklung des absteigenden Fortsatzes des Squamosums, wodurch auch deren Verbindung mit dem Quadratojugale an Ausdehnung zurückging. So waren Verhältnisse gegeben, die hier bei genügender Spannung eine Lockerung des Zusammenhanges von Quadratbein und Squamosum gestatteten. Da aber dabei doch immer das Quadratbein am obern Ende gut fixiert bleiben mußte, entstand unter weiterer Ausbildung der vorhandenen Vertiefung im Squamosum schließlich eine typische Gelenkgrube, in welche das Quadratbein mit seinem obern Ende paßte. Aus Fig. 3, Taf. 12 ist ersichtlich, daß die Bewegungen in dieser Verbindung immer wenig ausgedehnte waren, und es bleibt unsicher, ob es bei Theropoden zur Bildung eines typischen Gelenkes mit Gelenkspalt gekommen ist. Daß dies aber möglich ist, beweisen die Vögel.

Bei den primitiven, noch wesentlich metakinetischen, Theropoden waren Pterygoid und Quadratbein wahrscheinlich in fester Verbindung miteinander. Denn dieser Zustand, der auch für Diaptosaurier bekannt ist, tritt ziemlich sicher noch bei *Ceratopsaurus* auf (vgl. S. 190). Bei den meisten Dinosauriern war dagegen die Verbindung dieser Knochen stark gelockert. Es ist nun nicht unwahrscheinlich, daß dabei die Umbildung des metakinetischen zum mesokinetischen Schädel mit von Einfluß gewesen ist (vgl. S. 186). Denn es ist sicher, daß dabei in der Verbindung von Quadratbein und Pterygoid sehr leicht Spannungen auftreten werden, die wieder zu einer Lockerung derselben führen können. Deutlich sieht man dies bei Vögeln, wo bei Hebung des Oberschnabels die gegenseitige Lage

dieser Knochen sich ändert unter Bewegungen in der mehr oder weniger gelenkähnlichen Verbindung derselben. Allerdings kann ich nur unter einem gewissen Vorbehalt bei theropoden Dinosauriern die Entstehung des mesokinetischen Schädels aus dem metakinetischen als Ursache der Lockerung der Verbindung von Quadratbein und Pterygoid angeben; denn dieselbe war vielleicht bei *Anchisaurus* vorhanden, dessen Schädel jedenfalls mehr metakinetisch als mesokinetisch war und wo man also den oben angegebenen Grund dieser Lockerung nicht heranziehen kann. Daß auch andere Ursachen zu dieser Lockerung führen können, beweisen die Eidechsen, wo sie auch stattgefunden hat, obwohl der Schädel vorwiegend metakinetisch geblieben ist. Hier kommt eher die größere Komplikation der Bewegungen, welche beim Öffnen des Maules stattfinden, in Betracht (Drehung der Quadratbeine; Adduction der Pterygoide, BRADLEY, 1903, p. 984), welche auch mit dem Fehlen der untern Jochbogen in Zusammenhang stehen dürfte. Dies dürfte aber bei den jurassischen Theropoden, mit ihren ziemlich festen untern Jochbogen und den ventralwärts gekehrten Basipterygoidfortsätzen, deren Lage nicht auf einer erheblichen Adduction der Pterygoide hinweist, zur Erklärung der Lockerung der Quadratbein-Pterygoidverbindung nicht in Betracht kommen. Und da müssen wir zur Erklärung derselben doch die Ausbildung des mesokinetischen Zustandes heranziehen, bei welcher, wie die Vögel beweisen, eine Stellungsänderung der Quadratbeine gegenüber den Pterygoiden stattfindet, die leicht zu einer Lockerung der Verbindung dieser beiden Knochen führen konnte.

Auch im untern Jochbogen muß bei Hebung des Oberkiefers beim mesokinetischen Schädel eine gewisse Spannung entstehen, die aber anscheinend durch Biegung des untern Jochbogens ausgeglichen wird; je länger und dünner dieser Jochbogen also ist, um so geringer auch der Widerstand. Nur bei *Ceratosaurus* hat diese Spannung vielleicht zu einer teilweisen Lockerung und Anpassung der Verbindung von Quadratbein und Quadratojugale geführt (vgl. S. 192).

Schließlich führten die Bewegungen beim mesokinetischen Schädel von *Creosaurus atrox* noch zur Ausbildung der eigentümlichen Gelenkflächen am frontalen Schädeldache.

Und so sehen wir, daß bei einer Ableitung des immerhin komplizierten mesokinetischen Schädels jurassischer Theropoden, der mehrere nicht primitive Merkmale aufweist (vordere Biegungslinie des Schädeldaches; bewegliche Verbindung von Quadratbein und Squa-

mosum: lockerer Zusammenhang von Quadratbein und Pterygoid) von einem metakinetischen Schädel von recht primitivem Bau, wirklich die Bedingungen für die Entstehung der Eigentümlichkeiten jenes Schädels gegeben sind. Voraussetzungen sind dabei nur ein leichter Bau des Schädels und eine Konsolidation der Hirnkapsel.

Ich nehme also für primitive Theropoden einen metakinetischen Schädel an, aus dem sich dann bei jurassischen Theropoden der mesokinetische Schädel entwickelt hat. Es ist möglich und meiner Ansicht nach sogar wahrscheinlich, daß der mesokinetische Zustand bei Theropoden während Jura und Kreide sehr verbreitet war, u. a. auch den compsognathiden Dinosauriern zukam. Aber mit Bestimmtheit das Vorhandensein der Bewegungen vertreten kann ich doch nur für *Creosaurus atrox*, während ich dasselbe für *Allosaurus* als sehr wahrscheinlich betrachte. *Ceratosaurs* kann die Schädelbewegungen verloren haben, oder der Schädel war mesokinetisch.

Schließlich wäre noch die Frage zu erörtern, welches die biologische Bedeutung der Hebung des Oberkiefers sein könnte. Denn daß sie für die Tiere nicht wertlos war, geht wohl daraus hervor, daß sonst bei der Ausbildung der festen Hirnkapsel wohl eher die Schädelbewegungen ganz verloren gegangen wären und sich nicht in veränderter Form, als mesokinetischer Typus, erhalten hätten.

Soweit ich das bei diesen fossilen Tieren zu beurteilen vermag, scheint mir dabei folgendes wesentlich zu sein.

Erstens werden die Zähne des Oberkiefers mit ihren Spitzen etwas mehr nach vorn gebracht und kommen so in eine Lage, wobei sie besser in den Körper eines Beutetieres eingeschlagen werden können (vgl. Fig. 1 u. 3, Taf. 12). Und zweitens kommt durch die Hebung des Oberkiefers die ganze Mundöffnung höher, etwas mehr in die Längsachse des Kopfes statt unter derselben, zu liegen, und dies dürfte ein kräftigeres und sichrerer Zugreifen mit dem Maule zur Folge haben. Die compsognathiden Dinosaurier werden sich wohl mitunter oder auch wesentlich von Insecten genährt haben, welche sie in ihrem Fluge oder in der Ruhe auf Pflanzen durch plötzliches Zuspinnen mit dem Maule erbeuteten. Der lange bewegliche Hals weist ja auf plötzliche Bewegungen hin. Dabei muß es besonders vorteilhaft gewesen sein, wenn die Tiere im Augenblick des Zugreifens das Maul plötzlich möglichst weit öffnen konnten und in die Richtung brachten, die von den Augen zum Beutetier führte. Bei *Ornitholestes* ragen ganz vorn im Oberkiefer ein Paar

kräftige Zähne senkrecht nach unten vor (OSBORN, 1903, fig. 1); eine Hebung des Oberkiefers würde dieselben aus dieser anscheinend weniger günstigen Lage bringen, etwas mehr mit den Spitzen nach vorn.

Der hochspezialisierte Schädelmechanismus der Giftschlange hat ja auch den Zweck, die Spitzen der Giftzähne beim Zubeißen nach vorn zu bringen; es dürfte hier, allerdings in sehr gesteigertem Maße, prinzipiell dasselbe vorliegen, was beim gewöhnlichen kinetischen Schädel erreicht werden soll.

Auf diese wenigen Bemerkungen möchte ich mich beim Mangel tatsächlicher Beobachtungen beschränken.

6. Schädel der Sauropoden.

Die Sauropoden, diese von mittlerer Jura bis jüngste Kreide lebende Gruppe der Dinosaurier¹⁾, schließen sich im Schädelbau, soweit derselbe uns hier interessiert, dem mesokinetischen Schädel der jurassischen Theropoden an. Ich untersuchte die Schädel von *Morosaurus* und *Diplodocus*.

Von *Morosaurus* lag mir ein schöner, aber immerhin wesentlich restaurierter Schädel im American Museum of Natural History in New York vor. über den OSBORN (1906A) eine Mitteilung mit 2 Abbildungen veröffentlicht hat. Das Hinterhaupt, welches MARSH (1889, p. 334, fig. 3; 1896, p. 181, tab. 30) abgebildet, aber eigentlich nicht beschrieben hat, habe ich nicht gesehen; GILMORE hat es neuerdings (1907) ausführlich beschrieben. Ich gebe hier in den Figg. P u. Q Kopien von OSBORN's Abbildungen.

Die Hirnkapsel war ohne hintere Biegungslinie, wahrscheinlich ganz knöchern und ohne posttemporale Fenster oder mit sehr kleinen [nach meinen Notizen bei *Morosaurus grandis* mit sehr kleinen posttemporalen Fenstern, nach GILMORE (p. 154) bei *M. agilis* ohne solche]. Der Schädel war also nicht metakinetisch.

Für einen mesokinetischen Zustand spricht, daß, soweit ersichtlich, Quadratbein und Squamosum beweglich verbunden waren, eine Bewegung, welche, wie oben dargelegt (S. 210), eine notwendige Be-

1) Meist werden die Sauropoden als eine Unterordnung der Dinosaurier betrachtet, aber man war sich doch wohl darüber klar, daß sie den Theropoden nahe stehen; neuerdings hat v. HUENE (1907—1908, 1909) sie als Familie zu einer Unterordnung Saurischia gebracht, welche Sauropoden und Theropoden umfaßt.

gleiterscheinung des mesokinetischen Zustandes ist. Auch sind Quadratbein und Pterygoid locker verbunden gewesen. Die Verbindung von Pterygoid und Hirnschädel war eine bewegliche, mittels Basispterygoidgelenkes. Es sind nämlich kleine Basispterygoidfortsätze am Basisphenoid vorhanden und an den Pterygoiden des New Yorker Schädels auch eine kleine Vertiefung, die sich mit einiger Wahrscheinlichkeit als die Stelle deuten läßt, wo ein Knorpelstückchen die Gelenkfläche für den Basispterygoidfortsatz bildete.¹⁾ Und da weiter die verschiedenen Knochenspannen, welche Hirnkapsel, frontales Schädeldach und obern Jochbogen mit dem Oberkiefer und unterm Jochbogen verbinden, auffallend dünn und lang sind, so erscheint ein mesokinetischer Zustand möglich (man vgl. Fig. P u. Q). Sind vom Hirnschädel zum Quadratbein und

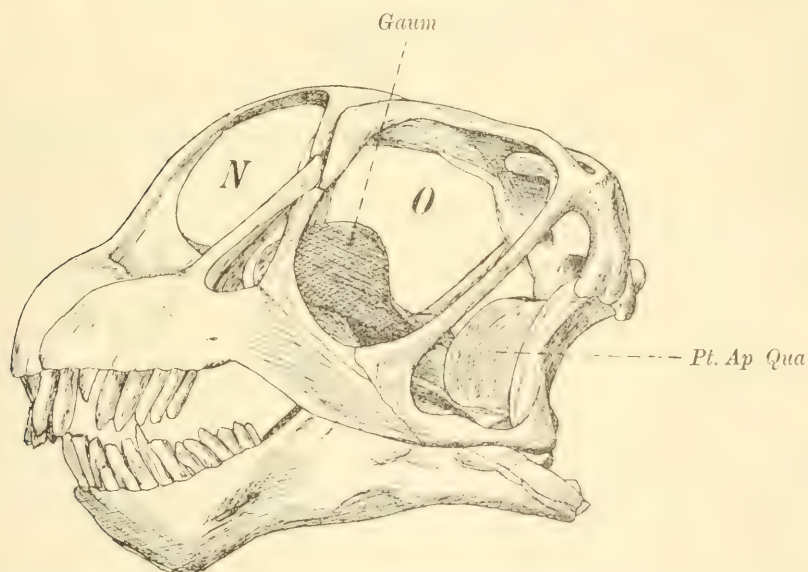


Fig. P. Schädel von *Morosaurus grandis*, von der Seite gesehen (nach Osborn, 1906A, fig. 2). 1:7.

Gaum Knochen des Gaumens (Pterygoid?). *N* Nasenöffnung. *O* Augenhöhle.

Pt. Ap. Qua pterygoidale Apophyse des Quadratbeins.

1) Bei dem Schädel im Museum zu New York erreichen die Basispterygoidfortsätze die Pterygoide überhaupt nicht; ich glaube aber, daß dies doch der Fall gewesen sein dürfte, und möchte hervorheben, daß, wie Osborn (1906A, p. 284) betont hat, der Schädel sehr stark zusammengepreßt und die Rekonstruktion daher äußerst schwierig war.

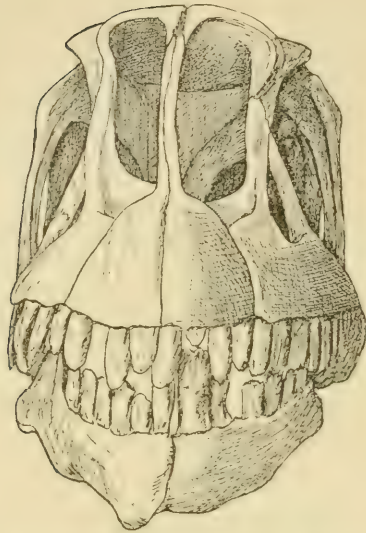


Fig. Q. Schädel von *Morosaurus grandis*, von vorn gesehen (nach OSBORN, 1906A, fig. 2). 1:7.

Pterygoid ziehende Muskeln vorhanden gewesen, dann könnten wohl sicher Bewegungen stattfinden. Und daß diese Muskeln vorhanden waren, dafür spricht einigermaßen die enorme Entwicklung der pterygoidalen Apophyse der Quadratbeine (Fig. P *Pt. Ap. Qua*). Diese Apophyse ist eine dünne, aber recht große Knochenplatte; sie ist viel höher als das sich an ihre Innenfläche anschmiegende Pterygoid und dient sicher nur in ihrem ventralen Bezirke dazu, diesen letztern Knochen mit dem Quadratbeine zu verbinden. Von ihrer Außenfläche werden Teile des Temporal-muskels und, mehr ventral, des *M. pterygoideus*, ihren Ursprung genommen haben; doch brauchte dabei die dünne Knochenplatte sicher auch eine Stütze von der Medialseite her, um so mehr als die Quadratbeine überhaupt dem Schädel nicht sehr fest angeheftet waren. Und diese Stütze kann nur von Muskeln gegeben worden sein, welche von der Seitenwandung des Hirnschädels ihren Ursprung nahmen und sich an die Innenfläche der pterygoidalen Apophyse des Quadratbeins und dem dabei anschließenden Teile des Pterygoid ansetzten. Diese Muskeln müssen im allgemeinen dem *Musculus orbitoquadratus* der Vögel entsprochen haben; bei ihrer Kontraktion zogen sie die pterygoidale Apophyse des Quadratbeins nach vorn und oben, und dadurch wurde dann das untere Ende des Quadrat-

beins nach vorn verschoben. Sie wirkten also als Hebemuskeln des Oberkiefers. Wären statt der Muskeln nur fixierende Bänder vorhanden gewesen, dann wäre die pterygoidale Apophyse des Quadratbeins wohl sicher nicht so groß gewesen; denn Bändern hätte eine kleine Ansatzfläche genügt. Für die Muskeln kam es vielleicht auch darauf an, daß ihre Ansatzstelle etwas weiter vom eigentlichen Körper des Quadratbeins entfernt war, weil dann die Muskeln unter günstigeren Bedingungen arbeiten konnten; man vergleiche nur den Orbitoquadratus und dessen Ansatz am Processus orbitalis des Quadratbeins bei Vögeln. Daß die Vergrößerung der pterygoidalen Apophyse lediglich dazu gedient habe, dem *M. temporalis* eine ausgedehnte Ursprungsfläche zu bieten, ist an sich unwahrscheinlich, weil die Kürze der Kiefer und die relative Schwäche des Gebisses nicht auf kräftige Kaubewegungen hinweisen und der *M. temporalis* auch sonst wohl genügende und geeignetere Ursprungsflächen findet, nämlich am Rande des Parietales, von der posttemporalen Knochenspanne, vom oberen Jochbogen, vom Körper des Quadratbeins usw. Es war demnach bei *Morosaurus* wahrscheinlich dieselbe tiefgelagerte Gruppe von Kaumuskeln vorhanden, welche Eidechsen aufweisen, deren Funktion die Bewegung von Pterygoid und Quadratbein war und welche die Dinosaurier von Diaptosauriern übernommen hatten (vgl. S. 198).

Und so ist das Ergebnis der Betrachtung des Schädels von *Morosaurus*, daß er wahrscheinlich mesokinetisch war. Soweit ersichtlich, lag dabei die Biegungsstelle im Schädeldach etwas nach vorn von der präorbitalen Knochenspanne, in der sehr leicht gebauten Nasenregion des Schädels.

Im allgemeinen zeigt der Schädel von *Diplodocus* dieselben Verhältnisse wie der von *Morosaurus*, wenn auch die Gestalt eine wesentlich andere ist. Ich habe Schädelmaterial im National Museum in Washington, im Carnegie Museum in Pittsburgh (besonders das Hinterhaupt, wovon uns HOLLAND 1906 eine sehr genaue und ausführliche Beschreibung gegeben hat) und im American Museum of Natural History in New York gesehen.

Über diejenigen Punkte, die uns hier interessieren, kann ich folgendes mitteilen. Die Hirnkapsel war ganz knöchern, mit festem Zusammenhange der Parietalia mit Supraoccipitale und Ohrkapseln. Die posttemporalen Fenster (Fig. T 2) waren klein; medial davon lag zwischen Squamosum und Processus paroticus eine ziemlich breite Naht (Fig. T. zwischen *SQ* und *EX*). Lateral von den kleinen

posttemporalen Fenstern war der Zusammenhang von Squamosum und Processus paroticus noch weniger fest, ja beim Schädelmaterial im National Museum zu Washington geht zwischen beiden Knochen noch eine deutliche Furche, die von den posttemporalen Fenstern lateralwärts zieht und im Leben wohl mit Bindegewebe ausgefüllt war. Dies weist darauf hin, daß eine sekundäre Verkleinerung der posttemporalen Fenster stattgefunden hat und daß *Diplodocus* von Formen mit großen posttemporalen Fenstern abstammt, wie wir es bei primitiven Theropoden finden (*Anchisaurus*) und wie es für den metakinetischen Schädel Bedingung ist.

Das Quadratbein löst sich ohne Bruch vom Squamosum, und an diesem Knochen ist eine recht gut entwickelte Gelenkgrube für das Quadratbein vorhanden. Der Zusammenhang beider Knochen war beweglich, vielleicht sogar gelenkig. Und da sich diese bewegliche Verbindung bei der Umbildung des metakinetischen zum mesokinetischen Schädel entwickelt (andere Bewegungen des Quadratbeins, die sonst diese Lockerung hätten herbeiführen können, erscheinen hier, wie bei Theropoden, ausgeschlossen durch den untern Jochbogen), so weist dies darauf hin, daß *Diplodocus* selber oder doch dessen direkte Stammformen schon den mesokinetischen Schädeltypus erworben hatten. Auch hatte sich die Verbindung von Quadratbein und Pterygoid gelockert, was auf Bewegungen dieser beiden Knochen, in diesem Falle auf einen mesokinetischen Schädel, hinweist (vgl. S. 211). Der untere Jochbogen ist in seinem hintern Abschnitt wesentlich verjüngt und war dort wahrscheinlich biegsam genug, um einer Biegung bei eventueller Schädelbewegung keinen großen Widerstand entgegenzusetzen.

Ob nun tatsächlich der Schädel von *Diplodocus* mesokinetisch war, ist jedoch fraglich. Das Schädeldach zwischen den Augenhöhlen ist anscheinend zu dick und zu breit, daß eine Durchbiegung möglich gewesen wäre (vgl. Fig. S). Es müßte die Biegung weiter vorn, in der Nasenregion nach vorn von den Nasalia, stattgefunden haben (vgl. Fig. R). Die präorbitale und postorbitale Knochenspanne sind in ihrer Mitte beide verjüngt und könnten eventuell biegsam gewesen sein. Aber es müßte für eine Hebung des Oberkiefers auch noch der jederseits zwischen Nasenöffnung und antorbitalem Fenster gelegene Fortsatz des Maxillare dabei etwas nachgegeben haben, und der ist reichlich breit (Fig. R u. S).

Die pterygoidale Apophyse des Quadratbeins ist zwar hoch, aber ragt dorsal, wo eventuell von der Hirnkapsel kommende Muskeln

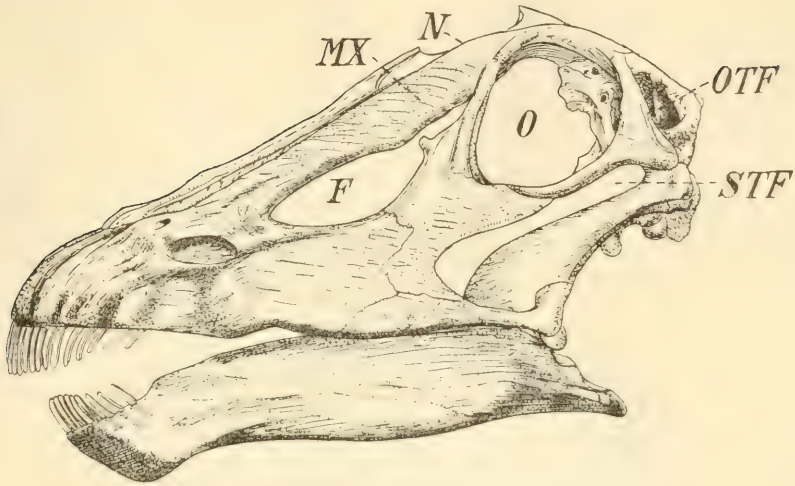


Fig. R. Schädel von *Diplodocus*, von der Seite gesehen (nach HOLLAND, 1906, fig. 3, p. 230). 1:10.

F Foramen antorbitale. *MX* Teil des Maxillares. *N* Nasenöffnung. *O* Augenhöhle. *O. T. F* obere Temporalgrube. *S. T. F* seitliche Temporalgrube.



Fig. S. Schädel von *Diplodocus*, von oben gesehen (nach MARSH, 1884, tab. 3, fig. 3; auch 1896, tab. 25, fig. 3). 1:6.

ihre Insertion finden müßten, nicht weit vor, so daß daraus nicht auf das Vorhandensein solcher Muskeln geschlossen werden kann. Nun könnten diese Muskeln auch wohl allein am Pterygoid ihre Ansatzfläche gefunden haben (wie bei Eidechsen) und also noch recht gut entwickelt gewesen sein, aber ein Hinweis darauf, daß sie vorhanden waren, wie bei *Morosaurus*, liegt hier doch nicht vor. Auf dem Prooticum¹⁾ erhebt sich eine hohe flügelartige Knochenleiste

1) Nach HOLLAND (1906, Textfig. 4, p. 231 AS) ist diese Leiste ein

(Fig. T AS), deren Bedeutung es möglicherweise war, eine größere Ursprungsfläche zu bieten für Muskeln, welche zum Pterygoid zogen, doch fand ich darauf keine besondern Hinweise.

Alles in allem scheint mir ein mesokinetischer Schädel für *Diplodocus* nicht unmöglich, da der Schädel aus 2 nicht sehr fest und ausgedehnt, zum Teil auch direkt gelenkig untereinander verbundenen Abschnitten, also einem occipitalen und einem maxillaren Segment, besteht. Aber es ist dies doch nur eine Möglichkeit und nichts mehr.

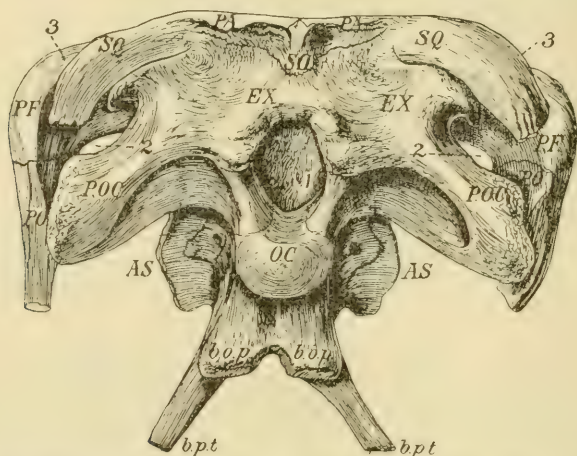


Fig. T. Hinterhaupt von *Diplodocus*, von hinten gesehen (nach HOLLAND, 1906, Textfig. 4, p. 231). 1:3.

Die Enden der Squamosa sind beiderseits abgebrochen. 2 posttemporales Fenster. 3 oberes temporales Fenster. AS flügelartige Knochenleiste auf dem Prooticum. *bop* Tuberculum sphenooecipitale. *bpt* Basiptyergoidfortsatz. EX Exoccipitale. OC Hinterhauptsendylus. PA Parietale. PF Postfrontale. PO Posteriorbitale. POC Processus paroticus. SO Supraoccipitale. SQ Squamosum.

Bei *Brontosaurus* scheint der Schädel, wovon ich ein Modell (Abguß) im Museum zu New York sah, zu fest gebaut gewesen zu sein, um Schädelbewegungen zu gestatten. Der Schädel ist erst unvollständig bekannt.

Wegen *Morosaurus* möchte ich für die primitiven Sauropoden einen mesokinetischen Schädel annehmen, wobei die Hauptbiegung des Schädeldaches vor den präorbitalen Knochenspangen lag. Vielleicht trat dann bei den meisten Sauropoden sehr bald Rückbildung der

Teil des Alisphenoids. Ich glaube aber, sie dem Prooticum zurechnen zu müssen. Dies hat neuerdings auch HAY (1908B) getan.

Beweglichkeit ein (*Diplodocus*?, *Brontosaurus*). Gründe, anzunehmen, daß die primitivsten Sauropoden (die Cetiosauriden) noch einen metakinetischen Schädel hätten, liegen bis jetzt nicht vor. Was von Sauropoden bekannt ist, scheint mir eine Anknüpfung an triassische Theropoden (Plateosauriden, v. HUENE 1907—1908, p. 348) mit amphikinetischem oder gar schon mesokinetischem Schädel, letzterer mit geschlossener Hirnkapsel, zu gestatten. Das von v. HUENE (1907—1908, p. 42) beschriebene Hinterhauptsfragment von *Plateosaurus* ist zu unvollständig und gibt uns hierüber keinen Aufschluß. — Man wird sich natürlich auch in diesem Falle fragen, welchen Nutzen der mesokinetische Schädelzustand für *Morosaurus* und eventuell für andere Sauropoden haben könnte. Es kommt dabei darauf an, welche Nahrung diese Tiere zu sich nahmen, und da sind wir auf Vermutungen angewiesen. Meistens nimmt man an, die Tiere seien herbivor gewesen. Wäre dies richtig, so hätte eine Hebung des Oberkiefers beim Öffnen des Maules wohl kaum irgendwelche Bedeutung. Ich kann mich aber dieser Auffassung nicht anschließen, glaube vielmehr, daß die Sauropoden Fischfresser waren. Neuerdings hat dies auch TORNIER (1909, p. 205) wegen der Bezahnung für *Diplodocus* angegeben. Meiner Ansicht nach erbeuteten die Sauropoden ihre aus Fischen bestehende Nahrung durch plötzliches Zugreifen mit dem Maule, was ihnen der überaus kräftige und bewegliche Hals ermöglichte. Dabei könnte dann im Augenblicke des Zugreifens beim Öffnen des Maules eine Hebung des Oberkiefers nützlich sein, weil das Maul dabei mehr nach vorn kommt (wie schon S. 213 für Theropoden angegeben) und auch schneller und weiter geöffnet werden könnte.

Näher möchte ich an dieser Stelle auf die Frage nach der Nahrung der Sauropoden nicht eingehen, nur hervorheben, daß sowohl ihr Bau wie ihre Abstammung von den carnivoren Theropoden mir mehr dafür zu sprechen scheint, die Sauropoden seien Fischfresser gewesen, als für die gewöhnliche Auffassung, sie wären herbivore Tiere.

7. Schädel der Prädentaten.

Unter den Prädentaten zeigen die Ornithopoden noch Andeutungen von innern Schädelbewegungen. So ist eine gelenkähnliche Verbindung von Squamosum und Quadratbein oft deutlich vorhanden, der Zusammenhang von Pterygoid und Quadratbein ist locker, und die postorbitale Knochenspange ist bei einigen tracho-

donten Ornithopoden in ihrer Mitte auffällig verjüngt, so daß sie einer Schädelbewegung vom mesokinetischen Typus wohl kaum einen größern Widerstand entgegenbringen würde, ja es sieht aus, als ob eine direkte Anpassung an eine solche Bewegung vorläge (vgl. Fig. U). Ein metakinetischer Schädel ist für die meisten Gattungen ausgeschlossen, denn Dach und Seitenwandungen der Hirnkapsel scheinen fest verbunden gewesen zu sein, wobei auch die vordere Wandung der Hirnkapsel verknöchert war. So war es jedenfalls bei *Iguanodon* (ANDREWS, 1897; ich habe das sehr gut erhaltene Stück im British Museum Natural History gesehen), bei *Claosaurus* (eigne Beobachtung), bei *Telmatosaurus* (NOPCSA, 1900), beim *Trachodon*-Schädel im American Museum in New York (eigne Beobachtung). Dazu kommt, daß einige Ornithopoden ein teilweise knöchernes Septum interorbitale aufweisen, welches oben mit den Frontalia in

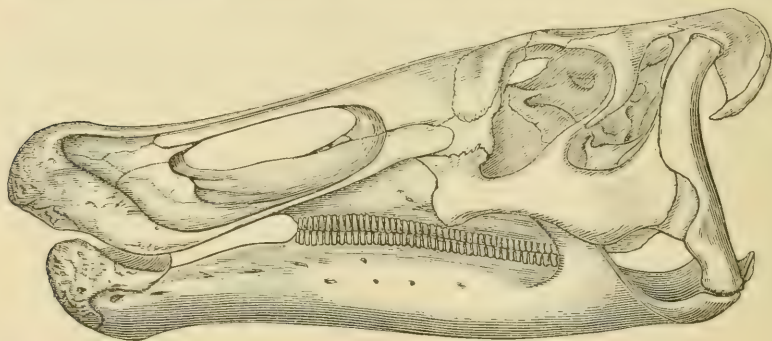


Fig. U. Schädel von *Claosaurus annectens* (nach MARSH, 1893, tab. 4, fig. 1; auch 1896, tab. 72, fig. 1). 1:10.

fester Verbindung steht (z. B. einige Trachodonten). Die posttemporalen Fenster waren bei *Iguanodon* (DOLLO, 1883, p. 237) geschlossen, und dasselbe war nach COPE's Abbildung (1884, tab. 7) bei *Diclonius* (*Trachodon*) der Fall. Alles dies schließt für diese Formen einen metakinetischen Schädel aus. Auch die oben erwähnten Andeutungen von Schädelbewegungen sprechen für einen mesokinetischen und gegen einen metakinetischen Schädeltypus.

Die Stegosaurier und Ceratopsier hatten eine geschlossene, ganz solide Hirnkapsel.

Andeutungen eines primitiven, metakinetischen Schädeltypus bei Ornithopoden fehlen allerdings nicht gänzlich. Oben (S. 208) wurde schon erwähnt, daß bei einem Schädel von *Hypsilophodon foxii* eine

hintere Biegungslinie auftritt; auch die posttemporalen Fenster waren hier noch groß. Möglicherweise waren auch bei *Camptosaurus* Supra-occipitale und Parietalia noch nicht fest miteinander verwachsen (vgl. GILMORE, 1909, besonders tab. 11, fig. 1). Doch beweist dies nicht, daß diese beiden primitiven Ornithopodiden noch einen metakinetischen Schädel hatten; es kann sehr gut nur ein Rest eines metakinetischen Zustandes ihrer Stammformen vorliegen, zumal da es sich eventuell um jugendliche Zustände handeln kann (besonders beim Schädel von *Hypsilophodon*; auf *Camptosaurus* komme ich weiter unten noch zurück).

Besonders interessant ist die gelenkähnliche Verbindung von Quadratbein und Squamosum, da sie beim ursprünglich metakinetischen Schädel nur durch Bewegungen hervorgerufen worden sein kann und zwar, so weit ersichtlich, bei Ornithopoden nur bei der Ausbildung eines mesokinetischen Zustandes. Die Verbindung erinnert sehr an ein Gelenk und ist denn auch nicht unbeachtet geblieben. So hat MARSH (1893, p. 84—85; 1896, p. 221) vom Quadratbein von *Claosaurus* gesagt: „It is firmly supported above by the squamosal, but its distinct rounded head indicates the possibility of some motion.“ NOPSA fand bei *Telmatosaurus* (1900, p. 566; zuerst *Limnosaurus* genannt) und *Mochlodon* (1904, p. 234), daß die Verbindung von Quadratbein und Squamosum eine gelenkige war, hob dann hervor, daß auch für *Iguanodon*, *Hypsilophodon* und *Camptosaurus* der Zusammenhang jener beiden Knochen anscheinend kein fester sei, und faßte seine Meinung (1904, p. 235) in folgendem Satze zusammen: „Es kann nicht genug betont werden, daß eine feste Nahtverbindung des Quadratbeins mit dem Squamosum, wie solche bei den Krokodiliern stets vorkommt, bei den Ornithopodiden nicht vorhanden ist, das Quadratbein vielmehr, wie bei Vögeln, Lacertiliern und *Hatteria*-Embryonen, stets ein freies, leicht loslösbares Element des Schädels bleibt“ [Sperrung im Original].

Ich habe im National Museum zu Washington ein Schädelfragment von *Claosaurus* (N. 4737) gesehen und kann MARSH' Angabe bestätigen. Die Vertiefung im Squamosum für die Verbindung mit dem Quadratbein ist sehr gut markiert, regelmäßig und glatt wie eine Gelenkgrube. Bei einem Schädel von *Trachodon* im American Museum zu New York ist offenbar die Verbindung von Quadratbein und Squamosum eine gelenkähnliche oder gelenkige gewesen; bei einem Fragment fehlt das Quadratbein und ist eine glatte, unbeschädigte Gelenkgrube im Squamosum vorhanden. Auch bei einem

Schädel von *Nectosaurus navajovius* BROWN, einem andern primitiven trachodonten Dinosaurier in demselben Museum, ist offenbar ein Gelenk oder eine gelenkähnliche Verbindung vorhanden gewesen.

Aus unveröffentlichten Notizen von MARSH über *Camptosaurus* teilt GILMORE (1909, p. 211) folgende Sätze mit: „The squamosal fits very snugly on the head of the quadrate“, und: „The head of the quadrate fits closely into a pit on the under surface“ des Squamosums.

So kommen wir zum Schluß, daß die primitiven Ornithopoden, oder jedenfalls die direkten Stammformen der eben genannten Gattungen, einen mesokinetischen Schädel hatten. Mit der Schlußfolgerung, daß man deswegen die Ornithopoden von mesokinetischen Theropoden ableiten müsse, muß man aber vorsichtig sein, da eine Umbildung des metakinetischen zum mesokinetischen Schädel wohl bei dem Theropoden- und dem Ornithopoden-Stamme unabhängig voneinander stattgefunden haben könnte und beide Unterordnungen der Dinosaurier sich anscheinend recht früh voneinander getrennt haben.

Wir haben oben (S. 213) hervorgehoben, daß bei den carnivoren Theropoden die Bedeutung des beweglichen Oberkiefers darin gelegen haben dürfte, daß dadurch ein festes Zugreifen mit dem Maule und besseres Einschlagen der Zähne des Oberkiefers beim Erfassen einer Beute erreicht wurde. Diese Vorzüge des kinetischen Schädels kommen aber bei einem Pflanzenfresser in Wegfall. Dagegen ist ein kräftiges Gebiß erforderlich, und dasselbe erreicht denn auch innerhalb der Ornithopoden eine hohe Ausbildung; es findet ein reger Zahnwechsel statt, und dementsprechend verlangt das Gebiß mehr Platz und bedingt einen schweren, festen Bau des Oberkieferknochens und der angrenzenden Schädelteile, wobei präorbitale Fenster fehlen müssen. So liegen Momente vor, die einen Verlust der Schädelbewegungen bedingen könnten, also eine Umbildung des mesokinetischen zum akinetischen Schädel. Und dann sei betont, daß man doch nur mit Vorbehalt aus dem Vorhandensein einer anscheinend gelenkigen oder doch beweglichen Verbindung von Quadratbein und Squamosum auf noch vorhandene Schädelbewegungen schließen darf, denn es ist denkbar, daß diese gelenkige Verbindung beim schon akinetisch gewordenen Schädel noch längere Zeit in wenig veränderter Form erhalten blieb; sie könnte oft nur ein Zeichen sein, daß die Stammformen einen mesokinetischen Schädel hatten, während bei den Tieren selber diese Bewegungen nicht mehr möglich waren.

Die Beurteilung der bekannten Schädel wird dadurch natürlich sehr erschwert, und es ist mir nicht möglich, hier viel Bestimmtes über den Ornithopoden-Schädel anzugeben. Ich muß mich leider auf Vermutungen beschränken.

Am wichtigsten ist wohl *Telmatosaurus* (*Limnosaurus*) *transsylvanicus*, weil Nopcsa hier schon auf eine Beweglichkeit der Quadratbeine geschlossen hat. Er sagt darüber u. a. folgendes (1900, p. 574): „Das obere Ende des Quadratum selbst zeigt bei unserm Dinosaurier eine Articulationsfläche und ist in die horizontal gelegene elliptische Grube des Squamosum eingelenkt. Da letzterem eine präquadratische und eine postquadratische Apophyse fehlen, da der pterygoidale Flügel des Quadratum nur lose auf der quadratischen Apophyse des Pterygoideum aufliegt, und, wie wir sehen werden, auch die Verbindung mit dem Jugale und dem Quadratojugale nur eine lose gewesen zu sein scheint, dürfte das Quadratum, wie dies auch MARSH bei *Claosaurus* hervorhebt, mit dem Schädel gelenkig [Sperrung im Original] verbunden gewesen sein, und zwar so, daß es sich im Squamosum von vorne nach hinten bewegte: der Unterkiefer daher nebst der verticalen auch eine palinale Bewegung ausführte. Dies war einerseits für die Zerkleinerung der phytogenen Nahrung sehr geeignet, andererseits stimmt die Annahme dieser Bewegung, wie wir sehen werden, mit der Gestalt der Kaufläche der Unterkieferzähne außerordentlich überein.“

Ich habe schon vor mehreren Jahren einen Abguß des *Telmatosaurus*-Schädels im British Museum of Natural History gesehen, und mir war dabei auch schon aufgefallen, daß das Quadratbein wohl beweglich gewesen sein könnte: ich kannte damals Nopcsa's Ausführungen noch nicht. Ich gebe hier in Fig. V eine vergrößerte Reproduktion einer von Nopcsa (1902) gegebenen Rekonstruktion des Schädels, muß aber für eine genaue Abbildung des Originals auf Nopcsa, 1900, tab. 1, fig. 1 verweisen. Der Schädel hat viel gelitten, und dies macht seine Beurteilung recht schwierig. Das Quadratbein-Squamosumgelenk und die lockere Verbindung von Quadratbein und Pterygoid sind, wie schon S. 224 hervorgehoben, keine sichere Beweise, daß noch Bewegungen im Schädel bei *Telmatosaurus* stattgefunden haben, da sie ein akinetischer Schädel auch aufweisen könnte als ererbte Reste eines mesokinetischen Schädels bei weiter zurückliegenden Stammformen. Allerdings ist die Lockerung der Verbindung von Quadratbein und Squamosum (Fig. V $\frac{1}{2}$) gegenüber andern Ornithopoden (vgl. Fig. U und W) noch gesteigert,

so daß wohl in erster Linie an eine noch in dieser Verbindung stattfindende Bewegung auch bei *Telmatosaurus* gedacht werden muß. Interessant ist aber die von NOPCSA hervorgehobene lockere Verbindung von Quadratbein und unterm Jochbogen (Fig. V, bei *): Denn da so etwas von keinem andern Ornithopoden bekannt ist, so kann nur eine neuerworbene Eigentümlichkeit von *Telmatosaurus* vorliegen, die direkt auf Bewegungen der Quadratbeine hinweist. Nun fehlt allerdings der Jochbogen und werden alle Schlüsse dadurch selbstverständlich weniger sicher, aber vom Quadratbein geht lateral eine dünne, ziemlich hohe Apophyse (vielleicht das Quadratojugale?) nach

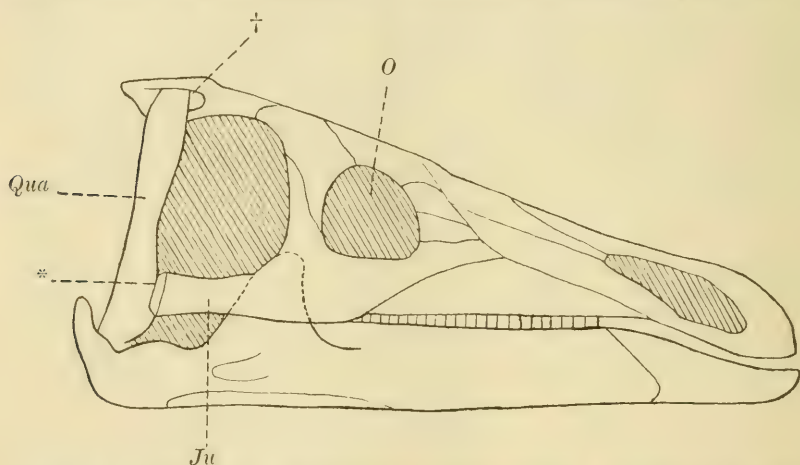


Fig. V. Schädel von *Telmatosaurus transsylvanicus*, Rekonstruktion (nach NOPCSA, 1902, Textfig. 8, p. 168). ca. 1:5.

Ju unterer Jochbogen (Jugale). *O* Augenhöhle. *Qua* Quadratbein. † Gelenkgrube im Squamosum für das Quadratbein. * Stelle, wo Quadratbein und unterer Jochbogen beweglich verbunden gewesen sein sollen.

vorn ab, biegt weiter vorn plötzlich in einem scharfen Winkel einwärts und hört dann auf mit einem, soweit ich nach NOPCSA's fig. 2, tab. 6 (1900) schließen kann, ziemlich unbeschädigten Rande, der keine Andeutungen einer Nahtverbindung mit dem Quadratojugale (NOPCSA) oder Jugale(?) aufweist. NOPCSA (1900, p. 574) hebt hervor, daß wegen dieser Einbiegung eine feste Verbindung vom untern Jochbogen und dem Quadratbeine ausgeschlossen erscheine, und sieht auch darin einen Beweis für die bewegliche Natur des Quadratus.

Als wesentliche Stütze seiner Ansicht bringt NOPCSA dann noch seine Beobachtungen über das Gebiß von *Telmatosaurus*. Er sagt darüber (p. 584—585) folgendes: „Durch Gebrauch wurden die ur-

spränglich spitzen Zähne, so wie bei den übrigen Ornithopodiden, stark abgekauft, und in dem Maße als diese Abkauung erfolgte, verknöcherte die Anfangs sehr große Pulpahöhle, so daß der Zahn gegen oben stets eine feste Kaufläche aufwies. Die Kaufläche selbst ist im Unterkiefer gegen außen und abwärts gerichtet, und an ihrer Bildung nehmen, wie bei den eigentlichen Hadrosauriden mehrere Reihen verschieden alter Zähne theil [Sperrung im Original]. Sie ist in der vordern Partie des Unterkiefers eine ebene Fläche. Im hinteren Theil des Unterkiefers wird jedoch jeder Zahn an seiner vorderen Kante stärker abgekauft als auf seiner hinteren Partie und dabei muldenförmig vertieft, sodaß hiedurch eine unebene Kaufläche entsteht. Es ist dies die größte Analogie mit dem Gebisse eines pflanzenfressenden Säugethieres, die bisher beobachtet werden konnte (da bei den sonst bisher bekannten herbivoren Reptilien nur ebene Kauflächen vorkommen) und eben eine Folge der, durch die antero-posteriore Beweglichkeit des Quadratum bedingten palinalen Bewegung des Unterkiefers.“ In bezug auf diese Auffassung Nopcsa's sei erwähnt, daß das Unterkiefergelenk keine besondere Anpassung aufweist, so daß von einer vor-rückwärtigen Verschiebung des Unterkiefers in diesem Gelenke, soweit ersichtlich, keine Rede sein kann.

Man wird wohl zugeben müssen, daß die von Nopcsa angeführten Gründe seine Ansicht wesentlich unterstützen. Die große Länge des Quadratbeins, welches beinahe halb so lang ist wie der ganze Schädel vom Condylus bis zur Spitze des Oberkiefers (vgl. Nopcsa's fig. 1, tab. 1, 1900), ermöglicht es, daß kleine Bewegungen gegen das Squamosum doch noch eine genügende Verschiebung des untern Endes zur Folge haben müßten; es wäre also die gestreckte Gestalt der Quadratbeine auch als eine Anpassung an die „palinale“ Bewegung des Unterkiefers zu verstehen. Daß der Schädel noch mesokinetisch war, scheint mir nicht wahrscheinlich.

Nehmen wir nun also an, Nopcsa habe recht und *Telmatosaurus* habe ein frei bewegliches Quadratbein gehabt, während im übrigen der Schädel ohne Bewegungen war, dann entsteht die Frage, wie sich dieser Zustand habe entwickeln können. Und es scheint mir, daß dafür ein mesokinetischer Schädel einen recht geeigneten Ausgangszustand gebildet haben könnte. Wir haben gesehen, daß der Besitz eines solchen Schädels mit seinem dorsalen Quadratbeingelenke und der etwas gelockerten Verbindung von Quadratbein und Pterygoid für die primitiven Ornithopoden angenommen werden

kann. Wir wissen auch, daß bei der Hebung des Oberkiefers im untern Jochbogen eine gewisse Spannung als Folge der Stellungsänderung des Quadratbeins entsteht (vgl. S. 186); dieselbe kann beim mesokinetischen Schädel nicht zu einer weitgehenden Lockerung im untern Jochbogen führen, weil letzterer die Bewegungen des Quadratbeins auf den Oberkiefer übertragen muß. Das Quadratbein wurde bewegt von Muskeln, die wie der Orbitoquadratus der Vögel am Quadratbein ansetzten (daß diese Muskeln noch bei *Telmatosaurus* vorhanden waren, wird wahrscheinlich durch die bedeutende Höhe der pterygoidalen Apophyse des Quadratbeins; vgl. Nopcsa, 1900, tab. 6, fig. 2). Gehen wir nun von einem noch mesokinetischen Schädel eines primitiven Ornithopoden aus, wobei im Jochbogen, entweder an der Grenze von Quadratojugale und Quadratbein oder zwischen erstem Knochen und dem Jugale, durch eine ziemlich starke Spannung schon eine geringe Lockerung eingeleitet war, so daß eine deutliche Biegung des Jochbogens stattfinden konnte. Nun wurde dieser Schädel durch den zunehmenden Umfang des Gebisses in der Oberkieferregion allmählich umfangreicher und fester, und die Hebung des Oberkiefers erfuhr immer größern Widerstand, der nur durch stärkern Muskelzug am Quadratbein ausgeglichen werden konnte, aber auch zu einer immer erheblicheren Biegung im untern Jochbogen führte. Letzteres mußte aber zur Folge haben, daß beim Öffnen des Maules die untern Enden der Quadratbeine sich jedesmal etwas weiter nach vorn vorschoben als die Zahnreihen der Oberkiefer. Die Quadratbeine nahmen aber die Unterkiefer mit, und so wurden beim Öffnen und Schließen des Maules, beim Kauen, die beiden Zahnreihen, welche etwas übereinander fielen, nicht senkrecht, sondern etwas schräg gegeneinander verschoben. Nun war diese schräge Verschiebung der Zahnreihen nützlich, da sie ein etwas längeres Übereinandergleiten der Kauflächen, also eine schnellere resp. bessere Bewältigung der pflanzlichen Nahrung, ermöglichte. Sie wurde weiter ausgebildet durch Steigerung der Biegsamkeit des untern Jochbogens. Andererseits dürfen wir erwarten, daß die Hebung des Oberkiefers, die überflüssig war, unter dem Einflusse der zunehmenden Festigkeit des vordern Teiles des Schädels immer mehr zurücktrat. So könnte allmählich die von Nopcsa für *Telmatosaurus* befürwortete selbständige Beweglichkeit der Quadratbeine mit der eigentümlichen Lockerung der untern Jochbogen in durchaus verständlicher Weise an einem mesokinetischen Schädel entstehen.

In analoger Weise wäre vielleicht an eine Ableitung von einem metakinetischen Schädel zu denken, doch wäre dies sicher nicht so einfach, während ich mir eine Entstehung der beweglichen Quadratbeine bei einem schon ganz akinetischen Schädel wegen des Fehlens von besonders von der Hirnkapsel zum Quadratbein ziehenden Muskeln und der Schwierigkeit, den Anfang der Lockerung des untern Jochbogens dann anders als durch reinen Zufall zu erklären, nicht recht gut denken kann.

Telmatosaurus gehört zu den Trachodontiden und ist, wie Nopsca (1900, p. 590) betont hat, kein primitiver und kein geologisch alter Ornithopode; Nopsca rechnet (p. 555) die Schichten, worin *Telmatosaurus* gefunden wurde, zur obern Kreide. Es müssen ihm eine Reihe anderer Ornithopoden vorangegangen sein, bei denen sich nach obiger Darlegung der mesokinetische Schädel umbildete und Kaubewegung und Gebiß sich komplizierten in Anpassung an die vegetabile Nahrung. Und so ließe sich das Auffinden interessanter Verhältnisse auch bei andern Ornithopoden erwarten. Eine Umschau aber über das bekannte Schädelmaterial hat mich leider zu keinen sichern, manchmal auch zu direkt negativen Ergebnissen geführt.

Von Trachodonten, die uns besonders deswegen interessieren, weil auch *Limnosaurus* zu dieser Familie gehört, habe ich Schädel von *Trachodon* (*Thespesius*) in den Museen von Washington und New York gesehen: in letzterm Museum einen Schädel von *Nectosaurus*; von *Claosaurus* Material in Washington.¹⁾ Es sind dies alles Gattungen aus der obern Kreide.

Bei allen diesen Schädeln scheinen das kräftige Schädeldach und der feste untere Jochbogen, der mit der präorbitalen Knochenspange in ausgedehntem Zusammenhange steht, einen mesokinetischen Zustand auszuschließen. Auch eine selbständige Beweglichkeit der Quadratbeine dürfte durch die feste Verbindung derselben mit dem untern Jochbogen ausgeschlossen sein.

Merkwürdigerweise aber zeigt die Kautfläche bei einem Schädel von *Thespesius* (*Trachodon*) *occidentalis* LEIDY (National-Museum, Washington, No. 3814) einige Längsrisse, die sich von vorn nach hinten über einige Zähne erstrecken. Wie diese Risse anders sollten entstanden sein können als durch eine vor-rückwärtige Bewegung der

1) Den *Claosaurus*-Schädel im Peabody Museum in Yale University, der zum montierten ganzen Skelete gehört, habe ich nicht genauer studiert.

Kauflächen übereinander, wie sie NOPCSA bei *Telmatosaurus* angibt, kann ich mir nicht recht vorstellen. Und Andeutungen von stärkern Verschiebungen der Unterkiefer in ihrem Gelenke mit den Quadratbeinen kenne ich auch nicht, so daß wir zu der Erklärung jener Risse doch anscheinend auf Bewegungen der Quadratbeine gegenüber den Oberkiefern angewiesen sind.

Auf einen mesokinetischen Schädel weisen auch einige Besonderheiten hin: das sehr gut entwickelte Gelenk zwischen Quadratbein und Squamosum (oder die gelenkähnliche Verbindung dieser Knochen) und die in der Mitte verjüngte, relativ dünne postorbitale Knochenspange. Die Pterygoide waren wohl nur durch Basipterygoidgelenke mit der Hirnkapsel verbunden.

Gegen einen mesokinetischen Zustand des trachodonten Schädels spricht neben dem anscheinend viel zu schwerfälligen Bau noch das Auftreten eines knöchernen Septum interorbitale. Nach MARSH (1893, tab. 4, fig. 5; 1896, tab. 72) hatte *Claosaurus* ein solches Septum, welches Hirnkapsel und Nasenregion in feste Verbindung miteinander brachte [beim Schädelfragment in Washington (No. 4737) fand ich keine Andeutungen eines Septum interorbitale]. Auch die Schädel von *Trachodon* und *Nectosaurus* in NewYork weisen ein mehr oder weniger verknöchertes Septum interorbitale auf, doch läßt sich nicht beurteilen, ob dasselbe hier in feste Verbindung mit den Nasenkapseln trat und ob es jede Bewegung nach mesokinetischem Typus ausschloß. COPE gibt (1884) über ein Septum interorbitale nichts an, und auch seinen Abbildungen kann man nichts entnehmen.

Ich glaube, die größere Wahrscheinlichkeit ist doch schließlich, daß die jetzt bekannten Trachodonten, mit Ausnahme von *Telmatosaurus*, einen akinetischen Schädel hatten. Aber ein gewisser Vorbehalt erscheint doch aus den oben dargelegten Gründen geboten.

Ueber den, geologisch ältern, *Camptosaurus* aus den Como-Beds (oberer Jura) kann ich mir auch kein bestimmtes Urteil bilden. Ich habe kein Material von dieser Gattung gesehen, aber neben einer ganz kurzen Beschreibung mit Abbildungen des rekonstruierten Schädels von MARSH (1894, p. 85; auch 1896, p. 196) liegt jetzt eine ausführliche Beschreibung durch GILMORE (1909, p. 203) vor. Es scheint eine gelenkähnliche oder gelenkige Verbindung von Quadratbein und Squamosum vorhanden gewesen zu sein (vgl. S. 224), aber doch ist es sehr unsicher, ob hier Bewegung möglich war, weil ein absteigender Fortsatz des Squamosums (Fig. W *) sich dem Außenrande des Quadratbeins anschmiegt und so zu einem (wohl als sekun-

där zu beurteilenden) unbeweglichen Zusammenhange beider Knochen (unter Aufhebung des mesokinetischen Zustandes) geführt haben könnte. Auch scheint dadurch eine isolierte Beweglichkeit des Quadratbeins, wie sie bei *Telmatosaurus* besteht, unwahrscheinlich. Der Schädel kann wegen der erheblichen Breite des frontalen Schädeldaches und der kräftigen postorbitalen Knochenspangen (vgl. Fig. W) nicht mesokinetisch gewesen sein.

Nach GILMORE'S Figuren war vielleicht eine hintere Biegungslinie angedeutet (GILMORE, 1909, fig. 4, p. 207; fig. 5, p. 210; tab. 11, fig. 1): jedenfalls sieht es in diesen Figuren so aus, als ob der obere Rand des Supraoccipitale nicht fest mit den Parietalia verwachsen

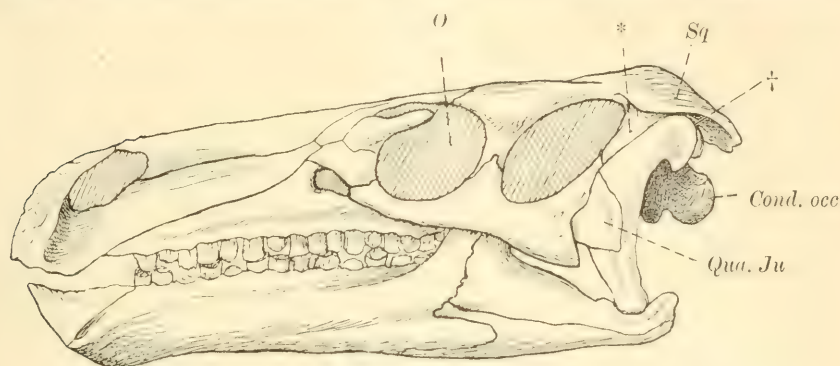


Fig. W. Schädel von *Camptosaurus*, Rekonstruktion (nach GILMORE, 1909, p. 205, fig. 2). 1:4.

Cond. occ Hinterhauptscondylus. *O* Augenhöhle. *Sq* Squamosum. *Qua. Ju* Quadratojugale. * absteigender Fortsatz des Squamosums. † gelenkähnliche Verbindung von Quadratbein und Squamosum.

gewesen sei. Für einen metakinetischen Zustand war aber die Hirnkapsel zu fest; die posttemporalen Fenster scheinen klein gewesen zu sein, während Squamosa und Processus parotici ziemlich ausgedehnte Berührungsflächen aufgewiesen haben dürften.

Aus den jetzt bekannten Tatsachen vermag ich nur den Schluß zu ziehen, daß der *Camptosaurus*-Schädel akinetisch war.

Über den Schädel von *Iguanodon* liegt vor allem die bekannte Arbeit von DOLLO (1883) vor: den in derselben abgebildeten Schädel konnte ich im Museum zu Brüssel genauer betrachten. Da aber die monographische Bearbeitung des ganzen Materials durch DOLLO noch aussteht, so will ich mich mit einer kurzen Angabe der Resultate meiner Untersuchung begnügen.

Das Septum interorbitale war anscheinend verknöchert und

stellte, soweit ersichtlich, eine feste Verbindung des geschlossenen Hirnschädels (vgl. S. 222) mit der Oberkiefer-Nasenregion dar (vgl. DOLLO, 1883, tab. 9, fig. 1). Dadurch dürfte eine Hebung des Oberkiefers, und zwar sowohl ein mesokinetischer wie ein metakinetischer Zustand des Schädels, ausgeschlossen gewesen sein.

Es bleibt dann noch die Möglichkeit, daß das Quadratbein allein in antero-posteriorer Richtung beweglich war, zur Vergrößerung des Kauvermögens durch bessere Ausnützung der Kauflächen. Hierüber kann ich mich nur mit größerer Zurückhaltung aussprechen, da sich die in Betracht kommenden Einzelheiten an dem einen Schädel durch die immerhin zahlreichen Brüche der Knochen nicht sicher feststellen ließen. So ist besonders der Zusammenhang des Quadratbeins mit dem untern Jochbogen und dem Pterygoid nicht so gut erhalten, daß sichere Schlüsse mir möglich erscheinen. Am wahrscheinlichsten ist es mir aber, daß der untere Jochbogen fest war und keine isolierten Bewegungen der Quadratbeine gestattete. Das obere Ende des Quadratbeins paßte in eine Vertiefung des Squamosums wie in eine Gelenkgrube (kann als Rest eines ehemaligen mesokinetischen Zustandes bei den Stammformen von *Iguanodon* gedeutet werden), aber die präquadratische Apophyse des Squamosums (DOLLO, 1883, tab. 9, fig. 1 t) bildete anscheinend mit dem Quadratbeine eine feste Nahtverbindung, ein Befund, der eine Bewegung des Quadratbeins gegen das Squamosum recht unwahrscheinlich macht. Das Gebiß gab mir keine Anhaltspunkte zur Beurteilung der Kaubewegung.

Der Schädel von *Iguanodon* war demnach, soweit ersichtlich, akinetisch.

Von *Hypsilophodon* kenne ich kein genügendes Schädelmaterial.

Von Stegosauriern sah ich einen vollständigen Schädel und drei Hinterhäupte im National Museum zu Washington und ein Hinterhaupt im Carnegie Museum in Pittsburgh. Der Schädel war wohl höchst wahrscheinlich akinetisch. Die Hirnkapsel ist solid verknöchert; die posttemporalen Fenster sind sehr klein. Eine gelenkähnliche Verbindung von Quadratbein und Squamosum scheint nicht vorhanden gewesen zu sein. Nur insoweit liegt noch eine Andeutung eines frühern kinetischen Zustandes bei den Stammformen vor, als die Pterygoide anscheinend nur durch Basipterygoidgelenke in Verbindung mit dem Hirnschädel standen; an den Enden der kurzen Basipterygoidfortsätze finden sich noch Andeutungen ehemaliger knorplig überzogener Gelenkflächen.

Ebenso war der Schädel der Ceratopsiden, dieser hoch speziali-

sierten herbivoren Dinosaurier, anscheinend akinetisch. Ich habe Schädel im Peabody Museum von Yale College, in Washington und in New York gesehen. Literatur findet man bei HATCHER 1907. Schon die geringe Länge der Quadratbeine weist nicht auf eine Bedeutung derselben für eine „palinale“ Bewegung des Unterkiefers hin; auch hängen die Quadratbeine so fest mit den angrenzenden Knochen zusammen, daß eine isolierte Bewegung des erstern ausgeschlossen erscheint. Die solide Hirnkapsel schließt einen metakinetischen Zustand aus, und von einem mesokinetischen Zustande liegen auch keine Andeutungen vor. Ein Basispterygoidgelenk war vorhanden, ist aber als ererbt und funktionslos zu betrachten und kein Zeichen, daß noch Bewegungen der Pterygoide gegen die Schädelbasis stattgefunden haben.

Wir kommen also zum Schluß, daß jedenfalls die meisten Prädentaten einen Schädel hatten, der weder meso- noch metakinetisch war, wie es auch die pflanzliche Nahrung erwarten läßt. Dahingestellt muß bleiben, ob eine isolierte Beweglichkeit der Quadratbeine, wie sie NORCSA für *Telmatosaurus* angibt, auch andern Formen zukam; sie wäre nützlich, weil sie eine geeignetere Kaubewegung ermöglichen würde, besonders bei Formen mit einem so hoch entwickelten Gebisse wie den Hadrosauriden.

Für die Stammformen der Prädentaten dürfen wir mit einiger Wahrscheinlichkeit den Besitz eines mesokinetischen Schädels annehmen, der sich in Zusammenhang mit einer carnivoren Lebensweise entwickelt hatte. Diese Schädelbewegung dürfte, als für herbivore Tiere überflüssig, sich oft recht bald zurückgebildet haben. In andern Fällen aber ging die Beweglichkeit der Quadratbeine nicht verloren, sondern bildete sich weiter aus und führte bei *Telmatosaurus* zu einer isolierten Beweglichkeit der Quadratbeine, also zu einer extremen Streptostylie, welche eine geeignete Kaubewegung ermöglichte.

B. Vergleichung der Schädelbewegungen der Vögel und Dinosaurier und Ableitung der Schädelbewegungen der Vögel.

Bei der so oft befürworteten Annahme, die Vögel stammen von Dinosauriern ab oder es bestehe doch eine engere Verwandtschaft dieser beiden großen Ordnungen der Sauropsiden, stieß man bis jetzt auf die doch recht wesentliche Schwierigkeit, daß sich die Herkunft

der eigentümlichen Bewegungen im Schädel der Vögel nicht recht erklären ließe. Denn nach allen Autoren ¹⁾ gingen solche Schädelbewegungen sowohl den Dinosauriern wie auch den Diaptosauriern vollkommen ab; diese Tiere wurden immer als monimostyl bezeichnet (vgl. M. FÜRBRINGER, 1900, p. 680). Man sah sich gezwungen, entweder die Entstehung der Schädelbewegungen bei Vögeln aus einem bewegungslosen Schädel anzunehmen, oder man glaubte auf eine Ableitung der Vögel von Dinosauriern und weiter zurück von Diaptosauriern (Rhynchocephalen) verzichten zu müssen. Im letztern Falle mußte man die vielen Ähnlichkeiten von Vögeln mit Dinosauriern als Konvergenzen deuten. Dies tut M. FÜRBRINGER (1900, p. 655, 656, 680; 1902, p. 733), der die Vögel von kleinen, streptostylen, realiter noch unbekannten, aber vermutlich nach Art primitivster Tocosaurier (Squamata, Rhynchocephalia) organisierten Vorfahren der Reptilien ableitet. Auch 1904 steht FÜRBRINGER noch wesentlich auf demselben Standpunkte wie 1900. Die Streptostylie wäre dann bei Eidechsen und Vögeln erhalten, bei den Rhynchocephalen (Diaptosauriern) verloren gegangen.

OSBORN (1900, p. 796, 797) sieht dagegen im freien Quadratbein der Vögel keine wesentliche Schwierigkeit für eine Abstammung derselben von Dinosauriern; er erklärt das freie Quadratbein für einen Erwerb der Vögel, ebenso wie bei Lacertiliern und Ophidiern das Quadratbein infolge der Degeneration von einem der Jochbogen frei geworden sei (vgl. hierüber S. 179). FUCHS (1909, p. 163) findet, wenn ich ihn richtig verstehe, in der Entstehung der Schädelbewegungen der Vögel aus einem vollständig bewegungslosen Zustande, wie er nach ihm beim Dinosaurierschädel besteht, auch keine Schwierigkeit. Ich kann die in FUCHS' Mitteilung, welche einen vorläufigen Charakter hat, vorkommende darauf bezügliche Stelle am besten wörtlich wiedergeben. Es heißt bei FUCHS, p. 162—163: „Ich glaube, daß die Streptostylie der Vögel aus der Monimostylie der Dinosaurier hervorging. Wenn ich mir den Schädel des *Anchisaurus* ansehe, so finde ich, daß eine Hauptverbindung für die Ausbildung der Vogelstreptostylie, nämlich das Zurückweichen des Squamosums vom Quadratum, schon zum größten Teile erfüllt ist. Ferner zeigt der ganze Kiefergaumenapparat, soweit er bekannt ist, eine auffallende Annäherung an die betreffenden Vogelverhältnisse.

1) Nur NOPCSA macht mit seiner Annahme eines beweglichen Quadratbeins bei *Telmatosaurus* eine Ausnahme.

Auch tritt am Dorsum cranii deutlich die Stelle hervor, an der sich bei den Vögeln das fragliche Gelenk ausbildete. Wir finden also bei *Anchisaurus* deutlich die ersten Schritte eingeleitet, welche zur Ausbildung der Vogelstreptostylie nötig waren. Würde bei ihm noch der Zusammenhang zwischen postorbitaler Spange und unterem Schläfenbogen gelöst sein, dann wäre wahrscheinlich eine geringe Beweglichkeit des Quadratus möglich gewesen. Ob bei anderen bisher bekannten Dinosauriern die Bedingungen so weit erfüllt waren, kann ich zurzeit nicht bestimmt sagen; aber daß sie in der Reihe dieser Ordnung erfüllt wurden, vielleicht an künftig aufzufindenden Formen, dünkt mir mehr als wahrscheinlich.“

„Kurz bemerkt sei noch, daß schon bei den Krokodilen das Squamosum einen großen Teil der Außenseite des Quadratus freiläßt, indem es sich nach oben ziemlich weit zurückgezogen hat, so daß wir die Anfänge dieser wichtigen Vorbedingung für die Ausbildung der Vogelstreptostylie bis zu diesen nächsten Verwandten zurückverfolgen können. Ich erblicke darin ein weiteres Verwandtschaftsmerkmal von einiger Bedeutung.“

Bis so weit FUCHS.¹⁾ Eine ausführlichere Darlegung seiner Ansichten steht bevor, und so möchte ich mich hier nicht allzu ausführlich mit diesem inhaltsreichen Passus befassen. Es sei aber betont, daß auch FUCHS die Schwierigkeit nicht löst, wie die Bewegungen bei einem bewegungslosen, monimostylen Schädel allmählich hätten entstehen können. Er verlegt sie nur von den Vögeln auf die Dinosaurier. Es gehört mehr dazu als eine Einschränkung des Zusammenhanges von Squamosum und Quadratus und eine Lockerung der postorbitalen Knochenspange. Es gehört vor allem dazu noch eine bewegliche Verbindung von Pterygoid und Hirnschädel, wie sie schon bei Dinosauriern im Basispterygoidgelenke gegeben ist. Diese kann hier aber nicht als Neubildung gedeutet werden, wie es FUCHS tun muß, da er bei *Sphenodon* auch erst höchstens ein in Neubildung begriffenes Basispterygoidgelenk annimmt. Der Bau des Dinosaurierschädels wird uns erst verständlich durch den Nachweis eines primitiven metakinetischen und davon abgeleiteten mesokinetischen Zustandes, wie ich ihn in dieser Arbeit zu bringen versucht habe. Dadurch, daß die primitiven Diaptosaurier einen metakinetischen Schädel hatten, konnte sich bei einem Teile der Dinosaurier und bei Vögeln die größere Beweglichkeit des Quadratsbeins, besonders die

1) Man vgl. auch bei FUCHS (1909), p. 161.

bewegliche Quadratbein-Squamosumverbindung ausbilden. Einen typisch monimostylen Schädel, ohne Basispterygoidgelenk, der also dem Crocodilierschädel auch in der, wenn auch nicht so ausgedehnten, Verwachsung von Pterygoid und Hirnschädelbasis ähnlich gewesen wäre, als Ausgangspunkt für den Schädel der Dinosaurier und Vögel anzunehmen, ist mit den bekannten Tatsachen nicht in Einklang zu bringen (vgl. S. 200, Anm. 1).

Bei der Ableitung des Vogelschädels muß als Hauptpunkt hervorgehoben werden, daß die Bewegungen im Schädel, welche bei beinahe allen Vögeln eine Hebung des Oberschnabels gestatten, doch recht komplizierter Natur sind und in mehreren Punkten einen bestimmten Bau des Schädels voraussetzen. Und woher sollten die Muskeln kommen, welche bei Vögeln durch ihre Kontraktion die Quadratbeine bewegen? Man hat diese Muskeln (den Orbitoquadratus) als eine von den *M. temporalis* neu abgetrennte Portion gedeutet (GADOW, 1891, p. 320. 323), und die Verhältnisse beim erwachsenen Vogelkopf gestatten dies auch wohl, aber dagegen spricht, daß EDGEWORTH (1907, p. 529—530) bei *Gallus*-Embryonen eine sehr frühe Abtrennung der Anlage dieses Muskels von der Anlage des *M. temporalis* und des *M. pterygoideus* fand, dagegen ein völliges Übereinstimmen mit den Schädelpterygoidmuskeln der Eidechsen und Schlangen und der Anlage derselben bei *Sphenodon*-Embryonen. Auch treten bei Vögeln neben dem *M. orbitoquadratus* gelegentlich noch Muskeln auf, welche von der Hirnkapsel zum Pterygoid ziehen (z. B. bei der Ente, nach GADOW, 1891, p. 323, tab. 27. fig. 4, als *post temp. b* bezeichnet) und darin den Hirnschädel-Pterygoidmuskeln der Eidechsen gleichen. Es ist jedenfalls nach den Resultaten von EDGEWORTH'S Untersuchung anzunehmen, daß diese Muskeln der Vögel keine Neubildungen sind, sondern direkt auf jene Gruppe tiefer Kaumuskeln zurückgeführt werden müssen, welche bei den primitivsten Tetrapoden von der Seitenwandung der Hirnkapsel zum Palatoquadratum und Pterygoid zogen und welche auch den primitiven Diaptosauriern zukamen, wie schon oben S. 198 betont wurde. Diese Muskeln würden aber nicht vorhanden gewesen sein, wenn den unmittelbaren Stammformen der Vögel jede Bewegung im Schädel gefehlt hätte, und sie sprechen direkt gegen eine vollständige Neuentwicklung der Schädelbewegungen der Vögel. Man braucht dies aber, auch wenn man eine nähere Verwandtschaft der Vögel und Dinosaurier befürwortet, nicht mehr anzunehmen, nachdem wir gesehen haben, daß auch die Dinosaurier Schädelbewegungen aufge-

wiesen haben dürften. Im Gegenteil, es zeigen einige Dinosaurier, und sogar, soweit bekannt, nur diese unter allen Reptilien, in den wesentlichsten Zügen ihrer Schädelbewegungen eine weitgehende Übereinstimmung mit den Vögeln. Eine genauere Vergleichung lehrt, daß bei Dinosauriern eben diejenigen Zustände vorkommen, welche als Etappen für die Entwicklung der Schädelbewegungen der Vögel angenommen werden können. Dies sei hier kurz erörtert, wobei ich für ausführlichere Angaben über die Vögel auf NITZSCH (1816, 1817) verweise, dessen Angaben ich beinahe immer richtig befunden habe.

Die Vögel und, wie ich oben darzulegen versucht habe, einige jurassische Dinosaurier (vgl. Fig. 2 u. 3) haben gemeinsam, daß sie den Oberkiefer mit den Nasenkapseln heben konnten, daß dies geschah durch Bewegung der Quadratbeine und Verschiebung der Pterygoide nach vorn, wobei die Bewegungen der Quadratbeine auch durch die untern Jochbogen auf den Oberkiefer übertragen wurden. Die bewegendenden Muskeln setzten sich anscheinend bei Dinosauriern nicht nur an das Pterygoid an, wie bei Eidechsen, sondern auch an das Quadratbein, entsprechend dem Orbitoquadratus der Vögel (vgl. S. 216). Quadratbein und Squamosum sind gelenkig (oder bei Dinosauriern doch in einer einem Gelenke sich nähernden Weise) verbunden, wobei das Quadratbein in eine Gelenkgrube des Squamosums paßt. Der Zusammenhang von Pterygoid und Quadratbein ist gelockert, so daß er eine geringe Stellungsänderung dieser beiden Knochen gegeneinander gestattet. Die Hirnkapsel ist vollkommen oder nahezu vollkommen knöchern, fest, und die hintere Biegungslinie (der Eidechsen, der typischen Diaptosaurier und der primitiven Dinosaurier) ist verloren gegangen. Die Durchbiegung im Schädeldache findet nach vorn von den Augenhöhlen statt, bei Dinosauriern unter gleichzeitiger Biegung der verjüngten postorbitalen Knochenspannen, während letztere bei Vögeln ganz rückgebildet sind. Da bei Vögeln die Durchbiegung im Schädeldache nach vorn von den Lacrimalia, zwischen den antorbitalen Fenstern, stattfindet, müssen auch die präorbitalen Knochenspannen nachgeben, und dies hat zu einer Lockerung der Verbindung derselben mit dem Processus zygomaticus des Maxillares geführt (Taf. 12, Fig. 2 *a*), manchmal auch zu einer Diskontinuität derselben; dabei fehlt den Vögeln ein aufsteigender Fortsatz des Processus zygomaticus. Bei *Archaeopteryx* ist aber die präorbitale Knochenspanne noch gut entwickelt und beteiligte sich an ihrer Bildung auch noch ein aufsteigender Fortsatz des Maxillares (Fig. X *a*), so daß hier kein

wesentlicher Unterschied zwischen Vögeln und Dinosauriern vorliegt. Vielleicht näherte sich *Archaeopteryx* auch noch darin den Dinosauriern (und Diaptosauriern), daß eine postorbitale Knochenspange vorhanden war (Fig. X *b*). Ich möchte den von FUCHS (1909, p. 136—137) gegebenen Deutungen des *Archaeopteryx*-Schädels beistimmen. DAMES gab eine andere, die aber nicht recht mit der Lage der Knochen stimmt; so nennt DAMES das, was ich hier als aufsteigenden Fortsatz des Maxillares bezeichne (Fig. X *a*), Lacrimale. Es ist immer etwas mißlich, von den Deutungen des Bearbeiters des Materials abzuweichen, ohne daß man dieses selber gesehen hat; aber alles spricht dafür, daß meine Auffassung dieses Knochens als aufsteigenden Fortsatzes des Maxillares hier das Richtige treffe. —

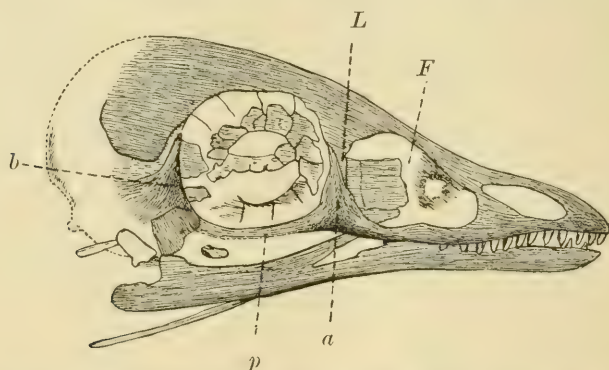


Fig. X. Schädel von *Archaeopteryx* (nach DAMES, 1884, Textfig. auf. p. 11). 3:2.
a Fortsatz des Maxillares (Lacrimale nach DAMES). *b* postorbitale Knochenspange?
F Foramen antorbitale. *L* Lacrimale? *p* wahrscheinlich unterer Jochbogen (nach FUCHS; nach DAMES das Palatinum).

Die Stelle, wo das Schädeldach sich durchgebogen hat, zeigt anscheinend bei Dinosauriern kleine Verschiebungen; sie lag bei *Morosaurus* wohl weiter vorn als bei *Creosaurus*. Auch bei Vögeln wechselt ihre Lage einigermaßen; es ist dort oft die Biegungsstelle eine etwas ausgedehntere und wenig scharf markiert.¹⁾

1) FUCHS (1909, p. 163) glaubt, bei *Anchisaurus* trete schon deutlich die Stelle im Schädeldache hervor, an der bei Vögeln bei Hebung des Oberschnabels die Biegung im Schädeldache stattfindet. Nach der Rekonstruktion des *Anchisaurus*-Schädels von MARSH (vgl. meine Textfig. M, S. 206) ist an der entsprechenden Stelle des Schädeldaches eine Einbuchtung vorhanden, und ich muß annehmen, daß FUCHS diese Stelle

Bei der großen Übereinstimmung, die aus obiger Vergleichung hervorgeht, darf man wohl nicht mehr in der Streptostylie der Vögel

gemeint hat. Ich möchte hier nicht gern ein bestimmtes Urteil aussprechen, habe aber einige wesentliche Bedenken. Wie S. 206 erörtert wurde, halte ich es für möglich, daß der Schädel von *Auchisaurus* nicht nur metakinetisch, sondern daneben auch etwas mesokinetisch war, und dann könnte an der betreffenden Stelle, wenn es auch nicht die schmalste Stelle im Schädeldache ist (letztere liegt nach MARSH zwischen den Augenhöhlen; vgl. meine Fig. N, S. 207), wohl eine Biegung der Knochen stattgefunden haben. Es ist aber im Augenblick noch problematisch, ob diese Einbuchtung irgend etwas mit Schädelbewegungen zu tun hatte. Dazu kommt nun, daß die Figur von MARSH nur eine Rekonstruktion nach einem sehr stark zusammengepreßten Schädel ist, so daß die Möglichkeit gegeben ist, daß die Einbuchtung ganz unwesentlich war oder sogar überhaupt nicht bestanden hat.

Man kann aber meiner Ansicht nach auch deswegen schwerlich diese Einbuchtung als eine Vorbereitung für den spätern mesokinetischen Zustand des Vogelschädels betrachten, weil bei nicht wenigen Vögeln diese Einbuchtung an der Schnabelwurzel noch sehr wenig markiert ist, u. a. bei Straußen und bei *Archaeopteryx* und dies der primitivere Zustand zu sein scheint. Die scharfe Markierung der Durchbiegungsstelle an der Schnabelwurzel dürfte erst innerhalb der Klasse der Vögel entstanden sein; bei den primitivern Vögeln war im Schädeldache noch keine bestimmte Anpassung an die Schädelbewegungen vorhanden, sondern war einfach der schmale, dünne Teil des Daches, der zwischen den antorbitalen Fenstern lag, in seiner ganzen oder nahezu ganzen Ausdehnung biegsam. Ich muß hieraus schließen, daß auch, falls es sich herausstellen würde, daß die Einbuchtung des Schädeldaches bei *Auchisaurus* mit einem mesokinetischen Zustande in Beziehung stünde, dennoch nur eine Analogie mit Vögeln vorliegen würde.

Ich möchte hier auch noch hervorheben, daß es besser ist, die Biegungsstelle im Schädeldache der Vögel nicht als ein Gelenk zu bezeichnen, wie dies gelegentlich und jetzt (p. 163) auch von FUCHS (der p. 162 etwas richtiger von einer Art gelenkigen Verbindung spricht) geschieht. Wie schon NITSCH hervorgehoben hat, findet immer eine Biegung einer Knochenlamelle statt, welche zwar sehr dünn werden kann, aber niemals zu fehlen scheint (vgl. NITSCH, 1816, p. 365). Auch beim Papagei fehlt sie nach NITSCH nicht, und ich kann diese Angabe für *Psittacus erithacus* bestätigen. Es ist dann aber, wie NITSCH betont (p. 364, 365) unrichtig, von einem Gelenke zu sprechen, wie es besonders für Papageien noch meistens geschieht (HUXLEY, 1871, p. 284; PARKER & HASWELL, 1897, p. 400; BOAS, 1908, p. 535). Niemals liegt nach NITSCH die Biegungsstelle an der Grenze von Frontale und Prämaxillare, sondern immer mitten in den Knochen ohne Beziehungen zu den Grenzen derselben. Ich finde, daß diese Angabe, soweit ich sie nachgeprüft habe, richtig ist. Nur ganz lateral fällt, wie auch NITSCH bekannt war,

einen Grund erblicken, engere Beziehungen zwischen Vögeln und Dinosauriern zu leugnen. Wir können uns im Gegenteil jetzt von der Entstehung der spezialisierten Schädelbewegungen der Vögel aus dem metakinetischen Zustande des Schädels primitiver Diaptosaurier unter Heranziehung des Dinosaurierschädels sehr gut ein Bild entwerfen. Dabei kann unentschieden bleiben, wieweit wir Konvergenz oder eine gemeinsame Weiterentwicklung der Schädelbewegungen bei Dinosauriern und Vögeln annehmen sollen.

Wie S. 209 für den Schädel der Theropoden erörtert wurde, gehen wir auch bei der Ableitung des Vogelschädels von typischen generalisierten Diaptosauriern aus, deren Schädel nicht streptostyl in engem Sinne gewesen sein kann, wohl aber metakinetisch. Aus diesen Stammformen entstanden bei zunehmend leichtem Bau des Schädels zuerst Tiere mit amphikinetischem Schädel; schließlich trat dann der mesokinetische Zustand immer mehr hervor. Konsolidierung der Hirnkapsel führte zu einem typisch mesokinetischen Schädel. Dabei entstand das Gelenk zwischen Quadratbein und Squamosum. Auch wurde der Zusammenhang von Quadratbein und Pterygoid gelockert, und die Muskeln, die vom Hirnschädel zum Palatopterygoid zogen, dürften sich dementsprechend in Schädelquadratbein- und Schädelpterygoid-Muskeln geteilt haben. Die Schädelquadratbein-Muskeln setzten sich an die pterygoidale Apophyse des Quadratbeins an.

Es ist dies dieselbe Umbildung, die von den Diaptosauriern über die primitiven Theropoden *Anchisaurus* und *Thecodontosaurus* zu den mesokinetischen jurassischen Theropoden *Allosaurus* und *Creosaurus* geführt hat. Und wenn für die Beantwortung der Frage nach der Abstammung der Vögel von Dinosauriern nur der Schädel mit seinen Bewegungen in Betracht käme, so könnte zweifellos eine gemeinsame Entwicklungsreihe für Dinosaurier und Vögel angenommen werden, also eine Abstammung der Vögel von z. B. obertriassischen kleinen Theropoden. Aber die Komplikation im Bau des Schädels

bei einigen Vögeln (Enten, Gänse, Schwan, Albatroß, einigen Raubvögeln) die Durchbiegung mit der Naht zwischen Lacrimale und Nasale zusammen, wobei dann auch in Anpassung an die Schädelbewegung (zur Erreichung einer festen und dennoch beweglichen Verbindung von Oberschnabel und Stirn) Komplikationen auftreten können, die einigermaßen an Gelenke erinnern. Ein Beispiel, daß die Durchbiegung an der Verbindung von Prämaxillare und Frontale liege, wie FUCHS (p. 162) angibt, kenne ich nicht (ich muß hierin NITSCH beistimmen, der dies nachdrücklich leugnet).

ist nicht so groß, und die Umbildung der Schädelbewegungen folgt so naturgemäß aus einer Konsolidierung der Hirnkapsel, wenn der Schädel nur einen genügend leichten Bau aufweist (und dies wurde wohl wieder in unserm Falle durch den langen Hals verlangt), daß ich eine parallele Umbildung bei Dinosauriern einerseits und bei den Stammformen der Vögel andererseits als recht gut möglich betrachten muß.

Es ist dann bei Vögeln der mesokinetische Zustand noch weiter entwickelt und hat den Bau des Schädels mehr beeinflußt als bei Dinosauriern. Es haben sich bei den Vögeln Spezialisierungen entwickelt, welche wir von Dinosauriern nicht kennen. Dabei hat auch die enorme Vergrößerung des Gehirns der Vögel einen wesentlichen Einfluß ausgeübt. Denn es hat sich dadurch die Gestalt der Hirnkapsel geändert, wobei das Quadratbein-Squamosungelenk nach unten und vorn verlagert wurde unter wesentlicher Verkürzung der Quadratbeine. Und letztere bedingte nun wieder eine größere Beweglichkeit der Quadratbeine, weil nur dadurch die geringere Länge dieser ausgeglichen werden konnte, wenn eine gleich große Verschiebung der untern Enden der Quadratbeine nach vorn, also eine unverminderte Hebung des Oberkiefers, beibehalten werden sollte.

Damit steigerte sich aber die Stellungsänderung der Quadratbeine gegenüber Pterygoiden und Quadratojugalia bei den Schädelbewegungen, und dies führte zur Ausbildung der gelenkähnlichen Verbindungen der Quadratbeine mit diesen beiden Knochen, wodurch einerseits die Stellungsänderung der Quadratbeine ohne größern Kraftaufwand ermöglicht wird, die aber andererseits auch wieder so fest sind, daß die Sicherheit der Verbindungen, bei der Übertragung der von den Quadratbeinen ausgehenden Bewegungen auf den Oberschnabel, nicht gefährdet wird.

Die pterygoidale Apophyse der Quadratbeine dürfte sich dabei zum Processus orbitalis entwickelt haben. Noch bei *Struthio* ist dieser Fortsatz eine hohe, vertikale Knochenlamelle, deren unterer Rand sich der Außenfläche des Pterygoids anlegt und damit durch Bindegewebe direkt verbunden ist (vgl. Fig. Y, bei *). Ein wesentlicher Unterschied gegenüber der pterygoidalen Apophyse des Quadratbeins bei Dinosauriern liegt nicht vor. Auch bei *Rhea* und anscheinend bei *Apteryx* (von letzterm stand mir nur ein macerierter Schädel zur Verfügung) besteht dieser Zusammenhang vom untern Rande des Processus orbitalis mit dem Pterygoid. Also hat der Processus

orbitalis, soweit ersichtlich, erst innerhalb der Klasse der Vögel diesen Zusammenhang aufgegeben, indem er etwas höher hinauf rückte. Dabei nahm er auch eine schlankere Gestalt an, als er bei *Struthio* hat, wird weniger hoch und wurde dadurch zum langen Muskelfortsatz des Quadratbeins. Der Grund dieser Umbildung war wohl die gesteigerte Beweglichkeit der Quadratbeine bei Vögeln, die zu einer Einschränkung der bei Dinosauriern und einigen Ratiten noch ausgedehnten Verbindung der Quadratbeine mit den Pterygoiden führte. So gab die pterygoidale Apophyse des Quadratbeins ihre ursprüngliche Funktion, die Befestigung des Pterygoids am Quadratbein, auf und wurde zum bekannten Muskelfortsatz, woran

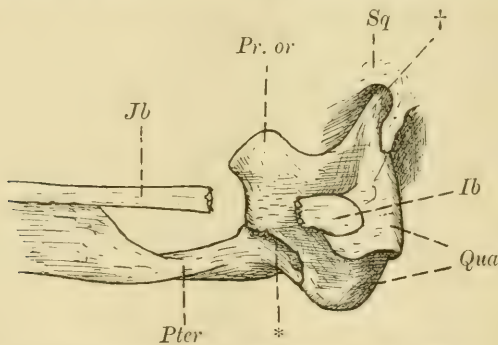


Fig. Y. Verbindung von Quadratbein und Pterygoid bei *Struthio camelus*; linke Seite von außen, ein wenig verkleinert.

Jb Jochbogen, wovon ein kleiner Teil entfernt ist. Pr. or Processus orbitalis. Pter Pterygoid. Qua Quadratum. Sq Squamosum. † Gelenk zwischen Quadratbein und Squamosum. * Stelle, wo der Processus orbitoquadratus mit dem Pterygoid verbunden ist.

der Musculus orbitoquadratus einen für seine Wirkung günstigen Anhaltspunkt findet.¹⁾ Genügende Ursprungsfläche fand der Muskel an der verknöcherten vordern lateralen Wandung der Hirnkapsel.

1) SUSCHKIN (1899) ist ähnlicher Ansicht. Nach ihm (p. 133) ist der Processus orbitalis des Quadratbeins nichts anderes als der ursprüngliche, rückgebildete Palatinfortsatz des Palatoquadratus, der bei Vögeln seine Beziehungen zum Os pterygoideum aufgegeben habe. Die Lage der Artulationsfläche für das Pterygoid unterhalb des Processus orbitalis stelle wahrscheinlich einen letzten Hinweis auf den genetischen Zusammenhang dieser Gebilde vor.

Wenn auch die pterygoidale Apophyse der Dinosaurier vielleicht nicht ganz mit dem ursprünglichen Palatinfortsatz des Palatoquadratus identisch sein dürfte, so liegt doch zwischen SUSCHKIN's und meinem Vergleich kein wesentlicher Unterschied vor.

Dagegen traten die sich an das Pterygoid ansetzenden Muskeln zurück, wobei vielleicht mitgewirkt hat, daß die vom Quadratbein ausgehende Bewegung durch zwei Knochenspangen (unterer Jochbogen und Gaumenknochen), die der Pterygoide direkt nur durch die Gaumenknochen auf den Oberkiefer übertragen wird, eine vom Quadratbein ausgehende Bewegung demnach einigermaßen im Vorteil war. Auch kann die mit der Verschiebung der Quadratbeine nach vorn zusammengehende Verkürzung der Pterygoide zu einer Schwächung der an den Pterygoiden ansetzenden Muskeln geführt haben. Die Vögel unterscheiden sich von den Diaptosauriern und den (primitiven) Dinosauriern noch durch das Fehlen der Epipterygoide und die allgemein auftretende Rückbildung der Basipterygoidgelenke, welche auch sehr oft fehlen. Nun stützen die Pterygoide der Vögel sich meist mit ihren vordern Enden gegen die Unterseite des verknöcherten Septum interorbitale, und da die Quadratbeine recht weit vorn liegen und die hintern Enden der Pterygoide stützen, werden die freien Strecken dieser Knochen recht kurz. Eine weitere Stütze der Pterygoide scheint dabei überflüssig geworden zu sein, und daher konnten sowohl die Epipterygoide¹⁾ wie oft die Basipterygoidgelenke verloren gehen.

Auch die S. 237 schon erwähnte Rückbildung der postorbitalen und Lockerung der präorbitalen Knochenspangen der Vögel sind als weitere Vervollkommnungen des mesokinetischen Schädelzustandes ohne weiteres verständlich. Beide Spangen dürften nicht fest sein, weil sie dann der Hebung des Oberkiefers einen zu großen Widerstand entgegenbringen würden; und dabei verloren sie sehr an Bedeutung und konnte sogar die hintere ganz rückgebildet werden. Dadurch wird der untere Jochbogen der Vögel zu einem Knochenstabe, der direkt vom Quadratbein zum Oberkiefer zieht, alle andern Verbindungen aufgegeben hat und dessen Verschiebungen also ohne besondere Reibung oder sonstigen Widerstand stattfinden können. *Archaeopteryx* weist in dieser Hinsicht noch primitivere Verhältnisse

1) Daß die Epipterygoide bei Vögeln nur durch Rückbildung fehlen, geht sowohl aus der großen Verbreitung der Epipterygoide bei Reptilien wie aus der, von GAUPP nachgewiesenen, Homologie derselben mit dem Processus ascendens am Palatoquadratum der Amphibien hervor. Ich kann denn auch EDGEWORTH nicht beipflichten, wenn er (1907, p. 548) eher geneigt ist, dieses Fehlen bei Vögeln als etwas Primäres zu deuten. Ob FILATOFF (1906) wirklich das Epipterygoid beim Vogelembryo gefunden hat, kann ich nicht entscheiden, es scheint mir aber möglich.

auf als die jetzt lebenden Vögel, indem bei ihm wahrscheinlich noch ein Zusammenhang dieses untern Jochbogens mit der präorbitalen Knochenspange besteht (vgl. S. 237 und FUCHS, 1909, p. 136) und vom untern Jochbogen noch ein Fortsatz zum Lacrimale emporsteigt. *Archaeopteryx* schließt sich hierin den Dinosauriern und Diaptosauriern an, ein Zeichen, daß der Schädelmechanismus bei *Archaeopteryx* wohl im Ganzen noch nicht ganz die Spezialisierung erreicht hatte, welche er bei den jetzt lebenden Vögeln aufweist. Leider sind wir über die sonstigen in Betracht kommenden Teile des *Archaeopteryx*-Schädels noch nicht unterrichtet.

Wir kommen also bei der Vergleichung des Schädelmechanismus der Dinosaurier und der Vögel zu dem Ergebnis, daß eine im Prinzip recht große Ähnlichkeit vorliegt. Es erscheint möglich, den mesokinetischen Zustand des Vogelschädels von einem metakinetischen Zustande bei primitiven Diaptosauriern abzuleiten, und die uns dabei fehlenden Übergangsstadien finden wir bei Dinosauriern anscheinend ziemlich genau entwickelt. *Archaeopteryx* dürfte im Schädelmechanismus schon wesentlich den Zustand der jetzigen Vögel erreicht haben, zeigt aber noch einige Annäherung an primitivere Zustände und ist darin den Dinosauriern noch etwas ähnlicher, als die lebenden Vögel es sind.

C. Einige Bemerkungen über die Verwandtschaft der Vögel und Dinosaurier.

An obige Betrachtungen schließt sich die Frage an, was die Ähnlichkeiten, welche der Schädelmechanismus der Dinosaurier mit dem der Vögel zeigt, uns über die Verwandtschaft dieser beiden lehren können. Müssen wir in dem mesokinetischen Zustande, welchen der Schädelmechanismus einiger Dinosaurier aufweist, eine Entwicklungsstufe sehen, welche direkt zum mesokinetischen Zustande des Vogelschädels geführt hat? Und dann muß ich hervorheben, daß eine solche Schlußfolgerung mir nicht berechtigt erscheint. Ich halte, wie ich schon S. 240 betont habe, eine unabhängige parallele Entwicklung des mesokinetischen Zustandes bei Dinosauriern und bei Vögeln aus einem primitiven metakinetischen Zustande, wie ihn die Diaptosaurier aufgewiesen haben müssen, für durchaus möglich. Die Berücksichtigung aller zwischen Dinosauriern und Vögeln bekannten Unterschiede und Übereinstimmungen des ganzen Skelets ist erforderlich, um entscheiden zu können, ob hier Konvergenz vorliegt oder nicht.

Meine Meinung geht dahin, daß im Zusammenhang mit den Ähnlichkeiten und Unterschieden, welche die Vögel mit den Dinosauriern im ganzen Skelet aufweisen, auch die Ähnlichkeiten im Schädelmechanismus für eine im allerersten Anfange gemeinsame Entwicklung der Dinosaurier und Vögel aus Diaptosauriern mit metakinetischem Schädel sprechen. Wäre einmal der Anfang der Entwicklung dieser beiden Sauropsidengruppen gegeben, dann habe ich gegen die Annahme einer getrennten, aber zum Teil parallelen Umbildung zu Vögeln und Dinosauriern, auch gegen die Annahme einer unabhängigen Umbildung des metakinetischen zum mesokinetischen Schädel, keine ernststen Bedenken. Was wir im allgemeinen von der Phylogenese der Wirbeltiere (z. B. besonders der Huftiere) wissen, scheint mir zu beweisen, daß ein weitgehender Parallelismus in solchen Fällen möglich ist.

Ich bin denn auch nicht geneigt, wegen der Ähnlichkeit des Schädelmechanismus eine Abstammung der Vögel von Dinosauriern mit mesokinetischem Schädel anzunehmen. Da kommt es auf die Ähnlichkeiten und vor allem auch auf die Unterschiede an, die im übrigen Skelet gefunden werden.

Es liegt keine Veranlassung vor, diese Ähnlichkeiten und Unterschiede hier ausführlich zu behandeln. Wir verdanken M. FÜRBRINGER eine umfassende, die ganze Literatur berücksichtigende Darstellung dieser Frage (1888, 1900, 1902): OSBORN hat sie 1900 in sehr übersichtlicher und klarer Weise besprochen. Interessant ist die von NOPCSA (1907, p. 231) gegebene Liste der am meisten charakteristischen, primitiven und adaptativen Vogelmerkmale, welche (gelegentlich) bei Dinosauriern gefunden werden.

Das Gesamtergebnis der zahlreichen Beiträge zu dieser Frage glaube ich dahin zusammenfassen zu können, daß das Dinosaurierskelet im Großen und Ganzen einen Bau aufweist, der es gestattet, das Skelet der primitivsten Dinosaurier als Ausgangspunkt für die Ableitung des Vogelskelets heranzuziehen. Diejenigen speziellen Organisationsverhältnisse aber, bei welchen man eine größere, mehr in Einzelheiten gehende Ähnlichkeit von Dinosauriern und Vögeln aufgedeckt hat, haben sich doch wohl meist mit Gewißheit als Konvergenzen erwiesen, so die Ähnlichkeit des Metatarsus von *Ceratosaurus* mit dem der Pinguine (MARSH, 1884, p. 161—162) und der an der Vorderfläche der Tibia aufsteigende Fortsatz des Astragalus bei *Megalosaurus*, den wir in noch viel vollkommenerer Ausbildung

bei Vögeln finden.¹⁾ Die vogelähnlichen Zustände finden sich auch oft vereinzelt bei hochspezialisierten Dinosauriern, die eben wegen dieser hohen Spezialisierung als direkte Stammformen der Vögel nicht mehr in Betracht kommen. Diese Dinosaurier haben je irgend eine oder einige spezielle Vogelähnlichkeiten erworben, unabhängig von dem, was bei andern Dinosauriern in der Hinsicht erreicht wurde, und die primitivern Dinosaurier besaßen, soweit ersichtlich, dieselben noch nicht.²⁾ Doch sind diese Ähnlichkeiten, auch wenn sie bloß Konvergenzen sind, insoweit wichtig, als sie beweisen, daß sich bei den Dinosauriern und also auch bei deren Stammformen der eigentümliche Bau, besonders der Wirbelsäule und der hintern Extremitäten, entwickeln konnte, welcher für Vögel so charakteristisch ist. Sie unterstützen also wesentlich die Ansicht, daß die Vögel von denselben Tieren abstammen könnten, wovon auch jene Dinosaurier abstammen.

Die Gründe, welche man gegen eine Ableitung der Vögel von Dinosauriern angeführt hat, findet man bei M. FÜRBRINGER (1888, p. 1621, 1623; 1900, p. 655; 1902, p. 734) zusammengestellt. Bei dieser Frage spielt die Vorstellung, welche man sich von der Entstehung des Flugvermögens bei den Vögeln macht, mit Recht eine wesentliche Rolle. Meist hat man sich dies ungefähr so gedacht (FÜRBRINGER, 1902, p. 734; vgl. auch DÖDERLEIN, 1901, p. 59), daß vierfüßige Reptilien eine kletternde Lebensweise annahmen, daß sich dann das Federkleid bildete, die Vorderextremitäten dadurch als Fallschirme wirken konnten und sich dann zu Flügeln ausbildeten. Dadurch mußten dann schließlich die hintern Extremitäten beim Gehen allein den Körper tragen, und so bildete sich nach dem Erwerb des Flugvermögens erst der aufrechte Gang aus. Bei diesem Gedankengange ist eine Ableitung der Vögel von Dinosauriern nicht recht möglich. Denn unter den Dinosauriern kennen wir keine kletternden Tiere, und während der aufrechte Gang bei Dinosauriern etwas Ursprüngliches ist³⁾, wäre er bei

1) Bei *Ornithomimus* kommt ein ähnlicher Fortsatz vor (MARSH, 1896, p. 204); da unsere Kenntnisse von *Ornithomimus* noch ziemlich lückenhaft sind, scheint es mir nicht möglich, schon jetzt mit Sicherheit zu entscheiden, ob auch hier nur Konvergenz mit Vögeln vorliegt und keine Homologie.

2) Es ist mir noch nicht möglich, mir über die schwierige Beckenfrage ein Urteil zu bilden. Man vergleiche darüber v. HUENE (1908B).

3) Für die Theropoden ist der aufrechte Gang typisch; für Sauropoden muß man wohl eine Rückkehr zum vierfüßigen Gange annehmen,

Vögeln etwas durchaus Sekundäres und erst erworben, nachdem die typische Vogelorganisation schon für einen wesentlichen Teil (Federn und Flügel und natürlich Vieles, was damit verknüpft ist) erreicht war.

Neuerdings hat nun aber Nopcsa (1907) in einem sehr interessanten Aufsätze dargelegt, daß es doch einige Tatsachen gibt, welche sich mit einer Abstammung der Vögel von kletternden Tieren nicht recht in Einklang bringen lassen. Man müßte dann nämlich erwarten, daß die Spezialisierung der hintern Extremitäten der Vögel, als später erworben, auch unvollkommener sei als die der Flügel. Das trifft aber nicht zu. Schon *Archaeopteryx* hat die typischen hintern Extremitäten mit Lauf, gut entwickelten mittlern Zehen, kleiner ersten Zehe und ohne fünfte Zehe, während seine Flügel noch nicht die Höhe der Anpassung erreicht haben, welche sie bei typischen Vögeln aufweisen.

Daß die Stammformen der Vögel jemals eine Flughaut (ohne Federn) besessen haben sollten, wie sie sich bei kletternden Wirbeltieren so oft entwickelt hat, ist nicht wahrscheinlich, da in solchen Fällen die hintern Extremitäten Anpassungen aufweisen (Stellungsänderung: die Knie sind nach auswärts gerichtet) und schwach, zum Gehen durchaus ungeeignet sind, so daß dann die Entstehung des aufrechten Ganges der Vögel kaum noch erwartet werden könnte. Die Unterschiede der Vögel gegenüber allen mit Flughaut versehenen Säugern und Reptilien sind so wesentliche, daß ein analoger Entwicklungsgang der Vögel aus kletternden Tieren als durchaus unwahrscheinlich betrachtet werden muß.¹⁾

Dagegen könnten, wie es Nopcsa betont, die Eigentümlichkeiten der hintern Extremitäten und des Beckens der Vögel sich recht gut entwickelt haben bei Diaptosauriern, die den bipeden Gang angenommen hätten, wie es eben die Dinosaurier getan haben. Welche Anpassungen des ganzen Skelets infolge des aufrechten Ganges entstehen können, zeigen uns die Dinosaurier. Dort finden wir eine stattliche Zahl von Besonderheiten der Vögel angebahnt oder er-
da man sie doch am Ende von Theropoden wird ableiten müssen (vgl. v. HUENE, 1907—1908, p. 340 und 405: 1908A). Für die Prädentaten ist von DOLLO (1906) gezeigt worden, daß bei ihnen der aufrechte Gang wahrscheinlich das Ursprünglichere ist.

1) FÜRBRINGER (1902, p. 734) nimmt auch keine große Flughaut für seine kletternden Stammformen der Vögel an, sondern eine Ausbildung des Federkleides als Fallschutzapparat. Dies wäre an sich recht gut denkbar, aber dennoch will es mir scheinen, daß dabei die frühe Spezialisierung der Hinterextremitäten der Vögel (*Archaeopteryx*) nicht gut erklärt wird.

reicht, dabei mitunter einen sehr vogelähnlichen Habitus (*Compsognathus*), die sich als Folgen des aufrechten Ganges dokumentieren. Sie beweisen, daß die Annahme durchaus berechtigt ist, es sei der aufrechte Gang gewesen, welcher den Anfang für die eigentümliche Ausbildung des Vogelkörpers gegeben habe. Die Hypothese, die Vögel stammen von Reptilien mit aufrechtem Gange ab, bringt uns weiter als die Hypothese, es seien die Vögel aus kletternden Tieren entstanden.

Man kann sich nun im Anschluß an NOPSKA's Darlegungen¹⁾ die Entstehung des Flugvermögens bei solchen bipeden Reptilien folgendermaßen vorstellen.

Tiere vom Habitus der compsognathiden Dinosaurier waren zweifellos imstande, sehr schnell auf den Hinterbeinen zu gehen und gelegentlich weite Sprünge auszuführen. Dabei dienten der Schwanz und die vordern Extremitäten als Steuer- und als Balancierorgane. Man kann sich nun denken, daß diese bei einigen Formen in ihrer Funktion unterstützt wurden durch besonders große Hornschuppen, die am Seitenrande des Schwanzes und am Hinterrande der vordern Extremitäten lagen und eine Oberflächen-



Fig. Z. Hypothetische Rekonstruktion eines schnell laufenden „Pro-Avis“ (nach Nopska, 1907, Textfig. 82, p. 235).

1) Eine der Nopska'schen Auffassung entsprechende kurze Skizze, wie sich das Flugvermögen, wie es die Vögel besitzen, bei Formen wie *Compsognathus* mit aufrechtem Gange hätte entwickeln können, hat etwas früher G. BERG (in: NAUMANN, 1905, p. 4) gegeben.

vergrößerung herbeiführten (vgl. Fig. Z). Damit entstand aber die Möglichkeit, daß die vordern Extremitäten durch Bewegungen die Sprungweite oder Sprunghöhe vergrößerten, die Richtung des Sprunges änderten, gelegentlich auch als Fallschirme wirkten und am Ende des Sprunges ein allmähliches Herabkommen in normaler Haltung auf den Hinterextremitäten sicherten. Solche Tiere könnten im Skelet schon beinahe vollkommen den Bau der Vögel erwerben, mit Ausnahme der Umbildung der vordern Extremitäten zu typischen Flügeln. Denn die Ausbildung des Flugvermögens konnte natürlich erst nach der Entstehung des Federkleides stattfinden. Die Umbildung der Schuppen zu Federn dürfte für den Erwerb der Eigenwärme wichtig gewesen sein: aber das Federkleid dürfte auch als Fallschirm gewirkt haben. Besonders große Federn gingen wohl schon vom Anfang an aus den großen Schuppen am Schwanz und am Hinterrande der vordern Extremitäten hervor; und da diese Federn die Leistungsfähigkeit der vordern Extremitäten und des Schwanzes als Steuer- und Balancierorgane wesentlich erhöhten, dazu sehr leicht waren, erreichten sie eine stattliche Größe und ermöglichten so die Umbildung der Sprünge zu immer vollkommener werdenden Flugversuchen.

So etwa könnte meiner Ansicht nach in verhältnismäßig kurzer Zeit aus einem Tiere von der Organisation der primitivsten Dinosaurier eine Form wie *Archaeopteryx* entstehen. Für eine Darlegung der Gründe, die mit mehr oder weniger Bestimmtheit für eine solche Ableitung der Vögel aus springenden Reptilien sprechen, sei auf Nopcsa's Aufsatz (1907) verwiesen.

In dieser Weise scheint die Entstehung des Flugvermögens auch möglich bei einer Ableitung der Vögel von Dinosauriern mit noch nicht rückgebildeten Vorderextremitäten, also von primitiven Dinosauriern. Und eine andere, besonders von M. FÜRBRINGER (1900, p. 655) betonte Schwierigkeit, die uns bei der Annahme einer Abstammung der Vögel von Dinosauriern in der Streptostylie der Vögel, oder genauer in dem komplizierten Schädelmechanismus derselben, entgegentrat, dürfte durch den obigen Nachweis ähnlicher innerer Schädelbewegungen bei *Cricosaurus* und andern Dinosauriern sowie des metakinetischen Zustandes bei Diaptosauriern beseitigt sein. Ja, dadurch hat sich sogar die Summe der zwischen Dinosauriern und Vögeln bestehenden Ähnlichkeiten um einen recht wesentlichen Punkt vermehrt. Derselbe ist um so wichtiger, als er nicht so direkt an den Erwerb des aufrechten Ganges geknüpft erscheint

wie die übrigen Ähnlichkeiten und demnach einer Deutung aller zwischen Vögeln und Dinosauriern bestehenden Ähnlichkeiten lediglich als Konvergenzen, die sich bei nicht näher verwandten Tieren entwickelt haben sollten, doch Schwierigkeiten bereitet. Eine unabhängige parallele Umbildung des amphikinetischen und sogar metakinetischen Zustandes zu einem ähnlichen mesokinetischen Zustande des Schädels bei Dinosauriern und bei den Stammformen der Vögel scheint mir möglich, aber doch nur dann mit Wahrscheinlichkeit anzunehmen, wenn diese Umbildung von nahe verwandten Tieren mit ganz ähnlichem metakinetischem oder schon etwas amphikinetischem Schädel ausging.

Eine Ableitung der Vögel von höher entwickelten Dinosauriern scheint mir nicht möglich wegen des Baues des Schultergürtels (das Fehlen einer Clavicula bei Dinosauriern) und der schwächeren Entwicklung, welche die Vorderextremitäten der Theropoden ziemlich bald zeigen.

So kommen wir zum Schluß, daß eine engere Verwandtschaft der Vögel und Dinosaurier sehr wahrscheinlich ist. Sie stammen offenbar von derselben Gruppe der Diaptosaurier ab. Aus dieser Gruppe entstanden Reptilien mit aufrechtem Gange, die zu den Dinosauriern führten. Und von diesen Formen dürfen wir auch die Vögel ableiten. Ob man aber diese Reptilien, bei denen sich die zu den Vögeln führende Entwicklungsreihe von der der Dinosaurier abtrennte, noch als Diaptosaurier oder schon als Dinosaurier bezeichnen muß, scheint mir vorderhand, wo wir diese Tiere noch nicht kennen, schwer zu entscheiden und wird vielleicht immer von persönlichen Ansichten über die Grenze von Dinosauriern und Diaptosauriern abhängig bleiben.

Ich stehe also im wesentlichen auf demselben Standpunkte wie OSBORN (1900) und v. HUENE (1907—1908, p. 402), deren Ansicht von der Abstammung der Vögel von Formen, welche den Dinosauriern nahe standen, durch den Nachweis von Schädelbewegungen bei Dinosauriern sehr an Wahrscheinlichkeit gewonnen haben dürfte.

Schwer zu entscheiden scheint es mir vorderhand noch, wie nahe die Verwandtschaft der compsognathiden Dinosaurier, besonders auch von *Ornithomimus*, mit den gemeinsamen Stammformen der Dinosaurier und Vögel war.

Da der Schädel so typischer Theropoden wie *Anchisaurus* und *Thcodontosaurus*, von denen wir die Vögel wohl nicht mehr ableiten können (eine Clavicula fehlte schon), noch nicht mesokinetisch war

so müssen wir annehmen, daß die Ausbildung des mesokinetischen Zustandes bei Vögeln und bei Dinosauriern unabhängig voneinander stattgefunden hat, aber wir dürfen dabei denselben amphikinetischen oder metakinetischen Schädel als Ausgangszustand annehmen.

D. Zusammenfassung und Ergebnisse.

Einige Dinosaurier (*Creosaurus*, sehr wahrscheinlich auch *Allosaurus* und *Morosaurus*) waren imstande, beim Öffnen ihres Maules den Oberkiefer und den ganzen anschließenden Teil des Schädels, soweit er nach vorn von den Augenhöhlen liegt, zu heben. Die Tiere erreichten dies durch eine Verschiebung der Pterygoide und der untern Enden der Quadratbeine nach vorn zu (vgl. Taf. 12, Fig. 3). Diese Schädelbewegung ist der von Vögeln bekannten sehr ähnlich (Fig. 2); es liegt kein prinzipieller Unterschied vor, und diese Dinosaurier waren ebensogut streptostyl wie die Vögel.

Das Auftreten einer gelenkähnlichen oder vielleicht auch wirklich gelenkigen, beweglichen Verbindung von Quadratbein und Squamosum bei mehreren, recht verschiedenen Dinosauriern weist darauf hin, daß solche innern Schädelbewegungen bei Dinosauriern recht verbreitet gewesen sein müssen.

Diese innern Schädelbewegungen waren kein Neuerwerb der Dinosaurier. Sie sind ererbt worden von Diaptosauriern, wo auch Schädelbewegungen vorhanden waren. Letztere waren aber etwas verschieden von denen der genannten Dinosaurier. Denn bei Diaptosauriern war eine Durchbiegung des Schädeldaches in der frontalen Region oder noch weiter nach vorn durch den festen Bau der temporalen Deckknochen, der Jochbogen und der postorbitalen Knochenspangen unmöglich. Es wurden beim Öffnen des Maules bei Diaptosauriern die Gaumenknochen und untern Enden der Quadratbeine nach vorn verschoben, wie bei Dinosauriern und Vögeln, aber dabei mußte mit dem Oberkiefer das ganze, ein wesentlich festes und unbiegsames Gerüst bildende Schädeldach mitsamt dem obern Jochbogen und den posttemporalen Knochenspangen bewegt werden. Eine Bewegung im Schädeldach fand erst weiter hinten statt, zwischen Parietalia und Supraoccipitale, die in einer eigentümlichen, leicht beweglichen Weise miteinander verbunden waren, so daß eine hintere Biegungslinie im Schädeldach vorhanden war. Eine solche hintere Biegungslinie zeigen noch weitaus die meisten Eidechsen, wo sie in progressiver Entwicklung begriffen zu sein scheint, und einige primitive Dinosaurier (*Anchisaurus*, *Thecodontosaurus*, junger *Hypsilo-*

phodon). Unter den Diaptosauriern scheint diese Biegungslinie besonders bei Pelycosauriern gut entwickelt gewesen zu sein; bei *Sphenodon* ist sie durch Rückbildung undeutlich geworden, aber noch erkennbar. So bestand der typische Diaptosaurierschädel aus zwei gegeneinander beweglichen Abschnitten: einem kleinen occipitalen Segment (BRADLEY bei Eidechsen), aus Occipitalia, Basisphenoid, Ohrkapseln und Processus parotici bestehend, und einem großen maxillaren Segment, welches den ganzen übrigen Schädel umfaßte. Beim Öffnen des Maules blieb das occipitale Segment auf der Wirbelsäule fixiert, das maxillare Segment wurde verschoben und vorn gehoben (Taf. 12, Fig. 4 u. 5). Die Quadratbeine waren dabei mit den angrenzenden Deckknochen unbeweglich, mit den Processus parotici dagegen beweglich verbunden. *Sphenodon* hat diese Schädelbewegungen verloren, aber der Schädel ist doch noch nicht erheblich umgebildet.

Ein in dieser Weise beweglicher Schädel entspricht nicht den Bedingungen eines streptostylen Schädels im Sinne von STANNIUS, da eine bewegliche Verbindung von Squamosum und Quadratbein fehlt. Er ist auch nicht monimostyl, weil doch Bewegungen stattfinden, besonders auch weil der Gaumen gegen die Basis des Hirnschädels beweglich ist. Es lassen sich diese technischen Ausdrücke ohne wesentliche Änderung ihres ursprünglichen Sinnes hier nicht anwenden. Bedenken wir dabei, daß es sich hier um Tiere handelt, die STANNIUS nicht gekannt hat, und eine Anpassung seiner Bezeichnungen an dieselben willkürlich bleiben muß, daher eine Einigung sich kaum erreichen ließe, so scheint es besser, neue Ausdrücke zu schaffen und dabei den Nachdruck darauf zu legen, ob überhaupt Bewegungen im Schädel stattfinden oder nicht. Ich habe deswegen oben (S. 180) vorgeschlagen, Schädel, bei welchen Bewegungen stattfinden, kinetisch zu nennen. Schädel ohne Bewegung nenne ich akinetisch. Die kinetischen Schädel mit hinterer, zwischen Parietalia und Supraoccipitale liegender Biegungslinie kann man metakinetisch nennen, solche, wie die der Vögel, wo die Biegung im Schädeldache weiter vorn stattfindet, mesokinetisch (S. 197).

Der metakinetische Zustand ist der ursprünglichere. Der mesokinetische Zustand läßt sich unschwer aus demselben ableiten; Übergangszustände, wo neben der Biegung zwischen Parietalia und Supraoccipitale noch eine Biegung im Schädeldache weiter vorn stattfindet, kann man amphikinetisch nennen.

Neben den primitiven Diaptosauriern sind auch die meisten Lacertilier metakinetisch; doch sind einige Lacertilier amphikinetisch.

Bei den primitiven Dinosauriern *Anchisaurus* und *Thecodontosaurus* war der Schädel, soweit ersichtlich, metakinetisch oder schwach amphikinetisch, also in der Umbildung vom metakinetischen zum mesokinetischen Zustande begriffen.

Der von NORCSA für *Telmatosaurus* beschriebene, eigentümliche, bewegliche Zustand der Quadratbeine läßt sich aus einem mesokinetischen Zustande herleiten.

Der Nachweis, daß Schädelbewegungen, wie die Vögel sie besitzen, auch den Dinosauriern zukamen, beseitigt einen der wesentlichsten Einwände, welche gegen eine nähere Verwandtschaft der Vögel mit den Dinosauriern angeführt worden sind. Es ist aber wahrscheinlich, daß die Vögel nicht von den schon zu sehr spezialisierten mesokinetischen Dinosauriern, sondern von primitivern Reptilien, mit noch metakinetischem oder schwach amphikinetischem Schädel abstammen, wobei dann eine parallele Ausbildung des mesokinetischen Schädels bei Vögeln und bei Dinosauriern angenommen werden muß. Eine Abstammung dieser beiden Abteilungen der Sauropsiden von Diaptosauriern, welche die Fähigkeit erworben hatten, auf den Hinterbeinen zu gehen, und die sich in ihrer Organisation schon von Diaptosauriern aus in der Richtung der Dinosaurier umgebildet hatten, erscheint möglich und sogar beim jetzigen Stande unserer Kenntnisse wahrscheinlicher als eine Abstammung der Vögel ganz getrennt von den Dinosauriern und von noch primitivern Reptilien als den Diaptosauriern.

Nachtrag.

Bisher fehlten uns leider gute Schädel von cretaceischen Theropoden. Nun aber hat Herr BARNUM BROWN vom American Museum in New York einen sehr schönen Schädel gefunden von *Tyrannosaurus*, einem riesigen cretaceischen Theropoden. Im American Museum Journ., Vol. 10, 1910, p. 6 wird eine Abbildung (Seitenansicht) dieses Schädels gegeben. Die Frage, ob bei demselben eine Hebung des Oberkiefers möglich war, läßt sich hier nicht entscheiden, aber bemerkenswert ist eine tiefe Querfurche im Schädeldach zwischen den Orbitae, die eine Anpassung an einen mesokinetischen Zustand sein könnte, analog der Furche, welche bei Vögeln wohl an der Wurzel des Oberschnabels gefunden wird.

Literaturverzeichnis.

- BOAS, J. E. V. (1908), Lehrbuch der Zoologie, Jena.
- BRADLEY, O. CHARNOCK (1903), The muscles of mastication and the movements of the skull in the Lacertilia, in: Zool. Jahrb., Vol. 18, Anat., p. 475—488.
- CASE, E. C. (1904), Osteology of the skull of Dimetrodon, in: Journ. Geol., Chicago, Vol. 12, p. 304—311.
- (1907), Revision of the Pelycosauria of North America, in: CARNEGIE Institution Publications, No. 55.
- COPE, E. D. (1884), On the characters of the skull in the Hadrosauridae, in: Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia, 1883, p. 97—107.
- (1892), On the skull of the Dinosaurian *Laelaps incrassatus* COPE, in: Proc. Amer. phil. Soc. Philadelphia, Vol. 30, p. 240—245.
- DAMES, W. (1884), Ueber Archaeopteryx, in: Paläontol. Abh., Vol. 2.
- DÜDERLEIN, L. (1901), Ueber die Erwerbung des Flugvermögens bei Wirbelthieren, in: Zool. Jahrb., Vol. 14, Syst., p. 49—61.
- DOLLO, L. (1883), Quatrième note sur les Dinosauriens de Bernissart, in: Bull. Mus. Hist. nat. Belg., Vol. 2, p. 223—248.
- (1906), Les Dinosauriens adaptés à la vie quadrupède secondaire, in: Bull. Soc. Belge Géol. Paléontol. Hydrol., Vol. 19, Mém., p. 441—448.
- EDGEWORTH, F. H. (1907), The development of the head-muscles in *Gallus domesticus*, and the morphology of the head-muscles in the Sauropsida, in: Quart. Journ. microsc. Sc., Vol. 51, p. 511—556.
- FILATOFF, D. (1906), Zur Frage über die Anlage des Knorpelschädels bei einigen Wirbeltieren, in: Anat. Anz., Vol. 29, p. 623—633.
- FUCHS, HUGO (1909), Betrachtungen über die Schläfengegend am Schädel der Quadrupeda, in: Anat. Anz., Vol. 35, p. 113—167.

- FÜRBRINGER, MAX (1888), Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, in: *Bijdragen Dierkunde*, Lief. 15.
- (1900), Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln, 4. Teil, in: *Jena. Ztschr. Naturw.*, Vol. 34, p. 215—718.
- (1902), Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates etc., 5. Teil, *ibid.*, Vol. 36, p. 289—736.
- (1904), Zur Frage der Abstammung der Säugetiere, in: *Festschr. HAECKEL (Denkschr. med.-nat. Ges. Jena, Vol. 11, p. 573—681).*
- GADOW, HANS (1891), Vögel, in: *BRONN, Class. Ordu. Thierr.*, Vol. 6, Abth. 4.
- (1902), The origin of the Mammalia, in: *Ztschr. Morphol. Anthropol.*, Vol. 4, p. 345—364.
- GAUPP, E. (1902), Über die Ala temporalis des Säugerschädels und die Regio orbitalis einiger anderen Wirbeltierschädel, in: *Anat. Hefte*, Abth. 1, Vol. 19, p. 155—230.
- (1905), Die Entwicklung des Kopfskelettes, in: O. HERTWIG, *Handbuch der Entwicklungslehre*, Vol. 3, Teil 2, 1906, p. 573—873.
- GILMORE, CHARLES W. (1907), The type of the jurassic Reptile *Morosaurus agilis* redescribed, in: *Proc. U. S. nation. Mus.*, Vol. 32, p. 151—165.
- (1909), Osteology of the jurassic Reptile *Camptosaurus*, *ibid.*, Vol. 36, p. 197—332.
- HATCHER, JOHN B. (1907), The *Ceratopsia*, based on preliminary studies by MARSH, edited and completed by R. S. LULL, in: *Monogr. U. S. geol. Survey*, Vol. 49.
- HAY, OLIVER P. (1908 A), On certain genera and species of carnivorous Dinosaurs, with special reference to *Ceratopsaurus nasicornis* MARSH, in: *Proc. U. S. nation. Mus.*, Vol. 35, p. 351—366.
- (1908 B), Dr. W. J. HOLLAND on the skull of *Diplodocus*, in: *Science*, Oct. 16, 1908.
- HOLLAND, W. J. (1906), The osteology of *Diplodocus* MARSH, in: *Mem. CARNEGIE Mus.*, Vol. 2, p. 225—264.
- HOWES, G. B. and H. H. SWINNERTON (1901), On the development of the skeleton of the Tuatara, *Sphenodon punctatus*, in: *Trans. zool. Soc. London*, Vol. 16, p. 1—86.
- V. HUENE, F. (1906), Ueber die Dinosaurier der außereuropäischen Trias, in: *Geol. Paläont. Abh.*, Vol. 12, N. F., Vol. 8, p. 99—156.
- (1907—1908), Die Dinosaurier der europäischen Triasformation, *ibid.*, Suppl. 1.
- (1908 A), Zur Beurteilung der Sauropoden, in: *Monatsber. Deutsch. geol. Ges.*, Vol. 60, p. 294—297.
- (1908 B), Beiträge zur Lösung der Praepubisfrage bei Dinosauriern und anderen Reptilien, in: *Anat. Anz.*, Vol. 33, p. 401—405.

- HULKE, J. W. (1883), An attempt at a complete osteology of *Hypsilophodon Foxii*, a British Wealden Dinosaur, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London for 1882, Vol. 173, p. 1035—1062.
- HUXLEY, THOMAS H. (1871), A manual of the anatomy of vertebrated animals, London.
- LEYDIG, F. (1872), Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, Tübingen.
- MARSH, O. C. (1884A), The principal characters of American Jurassic Dinosaurs, Part 7: On the Diplodocidae, a new family of the Sauropoda, in: Amer. Journ. Sc., Vol. 27, p. 161—168.
- (1884B), The principal characters of American Jurassic Dinosaurs, Part 8: The order Theropoda, *ibid.*, Vol. 27, p. 329—340.
- (1889), Notice of new American Dinosauria, *ibid.*, Vol. 37, p. 331—336.
- (1892), Notes on Triassic Dinosauria, *ibid.*, Vol. 43, p. 543—546.
- (1893), The skull and brain of *Claosaurus*, *ibid.*, Vol. 45, p. 83—86.
- (1894), The typical Ornithopoda of the American Jurassic, *ibid.*, Vol. 48, p. 85—90.
- (1896), The Dinosaurs of North America, in: 16. Ann. Rep. U. S. geol. Survey 1894—1895, Part 1, 1896, p. 133—414.
- NAUMANN (1905), Naturgeschichte der Vögel Mittel-Europas. Neu bearbeitet von G. BERG usw., Vol. 1.
- NITSCH, C. L. (1816—1817), Über die Bewegung des Oberkiefers der Vögel, in: Deutsch. Arch. Physiol., Vol. 2, p. 361—380; 1. Nachtrag, p. 470; 2. Nachtrag, Vol. 3, p. 384—388.
- (1822), Über die Bewegung des Oberkiefers der eidechsenartigen Amphibien, *ibid.*, Vol. 7, p. 68—85.
- NOPCSA, F., jun. (1900), Dinosaurierreste aus Siebenbürgen, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl., Vol. 68, p. 555—591.
- (1902), Dinosaurierreste aus Siebenbürgen, II., *ibid.*, Vol. 72, p. 149 bis 175.
- (1903), Neues über *Compsognathus*, in: Neues Jahrb. Mineral. Geol. Paläont., Vol. 16, Beilage, p. 476—494.
- (1904), Dinosaurierreste aus Siebenbürgen, III., in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl., Vol. 74, p. 229—263.
- (1907), Ideas on the origin of flight, in: Proc. zool. Soc. London, 1907, p. 223—236.
- OSBORN, H. F. (1900), Reconsideration of the evidence for a common Dinosaur-Avian stem in the Permian, in: Amer. Naturalist, Vol. 34, p. 777—799.
- (1903A), *Ornitholestes Hermanni*, a new *Compsognathoid* Dinosaur from the Upper Jurassic, in: Bull. Amer. Mus. nat. Hist., Vol. 19, p. 459—464.
- (1903B), The skull of *Creosaurus*, *ibid.*, p. 697—701.

- OSBORN, H. F. (1906A), The skeleton of *Brontosaurus* and skull of *Morosaurus*, in: *Nature*, Vol. 73, p. 282—284.
- (1906 B), *Tyrannosaurus*, Upper Cretaceous carnivorous Dinosaur (Second Communication), in: *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, Vol. 22, p. 281—296.
- OWEN, R. (1874), *Iguanodon*, Wealden Reptilia Suppl. No. 5, in: *Monogr. Palaeont. Soc.*, Vol. 27.
- PARKER, T. JEFFERY and WILLIAM A. HASWELL (1897), *A text-book of zoology*, London.
- STANNIUS, H. (1856), *Handbuch der Zootomie. Zootomie der Amphibien*, 2. Aufl.
- SUSCHKIN, P. P. (1899), *Zur Morphologie des Vogelskelets. Schädel von Tinnunculus*, in: *Nouv. Mém. Soc. Natural. Moscou*, Vol. 16, No. 2, p. 1—163.
- TORNIER, G. (1909), *Wie war Diplodocus carnegii wirklich gebaut?*, in: *SB. Ges. naturf. Freunde Berlin*, Jg. 1909, p. 193—209.
- VERSLUYS, J. (1898), *Die mittlere und äussere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhynchocephalia*, Inaug.-Diss. Giessen, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 12, Anat., p. 161—406.
- (1903 A), *Over de Verbinding van Quadratum en Schedel bij de Lacertilia*, in: *Tijdschr. Nederland. Dierk. Ver. (2)*, Vol. 8, Versl. Vergad., p. LI—LIII.
- (1903 B), *Entwicklung der Columella auris bei den Lacertiliern*, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 19, Anat., p. 107—188.
- (1904), *Ueber Kaumuskeln bei Lacertilia*, in: *Anat. Anz.*, Vol. 24, p. 641—644.
- WIEDERSHEIM, R. (1877), *Das Kopfskelet der Urodelen*, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 3, p. 352—448, 459—548.
-

Erklärung der Abbildungen.

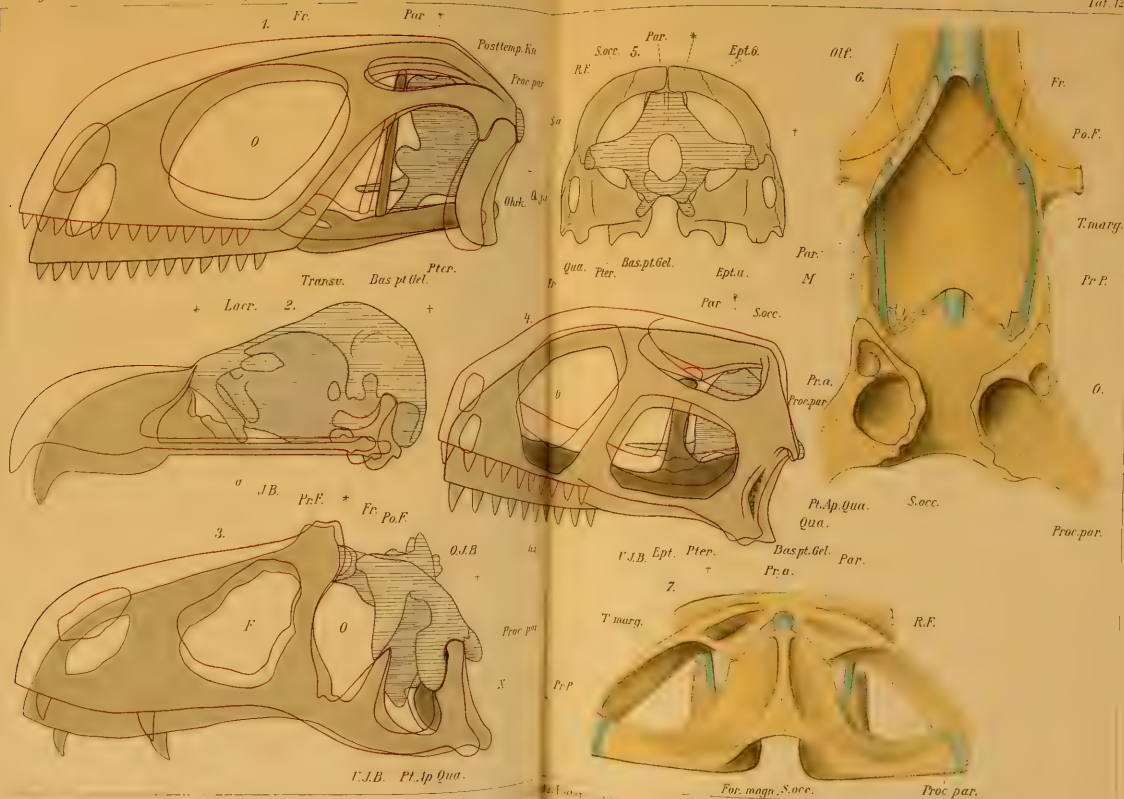
Die Figg. 1, 2, 3 und 4 sind Schemata, welche eine Darstellung geben sollen von den verschiedenen Schädelbewegungen, welche bei Eidechsen, Vögeln, Dinosauriern und Diaptosauriern auftreten. Das occipitale Segment des Schädels, welches bei den Schädelbewegungen auf der Wirbelsäule fixiert gedacht werden muß, ist horizontal schraffiert. Das maxillare Segment des Schädels, welches gegen dieses occipitale Segment beweglich ist, ist in der Ruhelage, welche es bei geschlossenem Munde einnimmt, dargestellt durch schwarze Konturen und grauen Flächenton. Die Stellung aber, die dasselbe Segment bei geöffnetem Maule einnimmt, ist durch rote Linien angegeben.

Tafel 12.

Fig. 1. Schema der Bewegungen im typischen, metakinetischen Eidechschenschädel. Die Größe der angegebenen Stellungsänderung der Knochen beruht auf eignen Beobachtungen an verschiedenen Eidechsen. Die Verschiebungen können noch erheblicher sein. Die nebenbei bei einigen Eidechsen auftretende Biegung des Schädeldaches zwischen den Augenhöhlen ist nicht angegeben, weil sie nicht typisch ist. Die knorpelbindegewebigen Teile des Schädels sind fortgelassen.

Bas. pt. Gel Basipterygoidgelenk, *Fr* Frontale, *O* Augenhöhle, *Ohrk* Ohrkapsel, *Par* Parietale, *Posttemp. Kn* posttemporale Knochenspanne, *Proc. par* Processus paroticus (laterales Ende), *Pter* Pterygoid, *Transv* Transversum, † Knorpel zwischen Processus paroticus und Quadratbein, * Stellen, wo der obere Rand des Prooticums und des Supraoccipitales die Unterseite des Parietales berührt, ohne derselben fest verbunden zu sein (hintere Biegungslinie).

Fig. 2. Schema für die Bewegungen im mesokinetischen Vogelschädel. Zugrunde gelegt ist der Schädel eines Tagraubvogels, der mit gehobenem und gesenktem Oberkiefer mittels eines Zeichenapparats direkt gezeichnet wurde. Der Schädel war vorher in heißem Wasser erweicht.



Der Deutlichkeit wegen mußte die Figur vereinfacht werden; so wurden die Gaumenknochen fortgelassen.

a Verbindung des Lacrimales mit dem Processus zygomaticus des Maxillares, *J. B* unterer Jochbogen, *Lacr* Lacrimale, * Stelle, wo bei der Hebung des Oberkiefers das Schädeldach sich durchbiegt (vordere Biegungslinie), † Gelenk zwischen Quadratbein und Squamosum.

Fig. 3. Schema für die Schädelbewegungen bei *Creosaurus*, einem mesokinetischen Dinosaurier. Die Größe der Schädelbewegung ist natürlich hypothetisch, dürfte aber eher zu klein als zu groß bemessen sein. Umriss nach OSBORN (vgl. meine Textfig. A, S. 182), vereinfacht.

F antorbitales Fenster, *Fr* Frontale, *O* Augenhöhle, *O. J. B* oberer Jochbogen, *Po. F* Postfrontale, *Pr. F* Präfrontale und Lacrimale, *Proc. par* Processus paroticus, *Pt. Ap. Qua* pterygoidale Apophyse des Quadratbeins, *U. J. B* unterer Jochbogen, *x* im Original unbekannte, nach *Allosaurus* ergänzte, etwas bewegliche Verbindung von Quadratojugale und Squamosum, * Lage der biegsamen Stelle im Schädeldach; darunter ist ein Teil der Gelenkfläche am Supraorbitale sichtbar; diese bilden zusammen die vordere Biegungslinie, † gelenkähnliche oder gelenkige, jedenfalls bewegliche Verbindung von Quadratbein und Squamosum. Für weitere Erklärungen vergleiche man Textfig. A, S. 182.

Fig. 4. Schema für die vermutlichen Schädelbewegungen bei primitiven Diaptosauriern (metakinetischer Schädel). Die Größe der Bewegungen ist so groß angenommen wie bei Eidechsen. Zugrunde gelegt wurde der Schädel von *Sphenodon*. Nur das Notwendigste wurde umgeändert. So wurde die Höhe des Pterygoids hinter dem Epipterygoid viel niedriger genommen als bei *Sphenodon*, da sonst in der Figur das occipitale Schädelsegment zu viel dahinter verborgen bleiben würde. Das Epipterygoid wurde ohne engere Verbindung mit der Hirnkapsel gezeichnet, da der festere Zusammenhang bei *Sphenodon* als sekundär gedeutet werden muß. Der obere Jochbogen ist zu niedrig angegeben, damit das obere Ende des Epipterygoids und die Verbindung von Supraoccipitale und Parietale (bei *) eingezeichnet werden konnten.

Bas. pt. Gel Basispterygoidgelenk, *Ept* Epipterygoid, *Fr* Frontale, *Gau* vorderer Teil des knöchernen Munddaches, *O* Augenhöhle, *Par* Parietale, *Proc. par* Processus paroticus, *Pt. Ap. Qua* pterygoidale Apophyse des Quadratbeins, *Pter* Pterygoid, *Qua* Quadratbein, *S. occ* Supraoccipitale, *U. J. B* unterer Jochbogen, * bewegliche Verbindung von Supraoccipitale und Parietale (hintere Biegungslinie).

Fig. 5. Hintere Ansicht eines metakinetischen Diaptosaurierschädels. Die Figur soll zeigen, wie das occipitale Schädelsegment (horizontal schraffiert) nur in beschränkter und nirgends in fester, unbeweglicher Nahtverbindung mit dem hintern Teile des maxillaren Schädelsegments (grauer Flächenton) steht. Bei Hebung des Oberkiefers dreht sich das

maxillare Segment um eine Achse, welche etwa durch den obern Rand der beiden Processus parotici geht.

Bas. pt. Gel Basispterygoidgelenk, *Ept. o* und *Ept. u* oberes und unteres Ende des Epipterygoids, *F. m* Foramen magnum, *Par* Parietale, *Pter* Pterygoid, *Q. ju* Quadratojugale, *Qua* Quadratbein, *R. F* posttemporales Fenster, *S. occ* Supraoccipitale, *Sq* Squamosum, * hintere Biegungslinie, † Ende des Processus paroticus. Man vergleiche auch Textfig. L (S. 206).

Fig. 6. Dach der Hirnkapsel einer erwachsenen Eidechse (*Tupinambis*) von innen gesehen, zur Demonstration der lockern Verbindung des Parietales mit dem Supraoccipitale und den Ohrkapseln. Letztere sind horizontal durchgesägt. 7:2.

Knochen gelb; Knorpel blau; Bindegewebe grau. *Fr* Frontale, *M* membranöse Wandung der Hirnkapsel, *O* Ohrkapsel, *Olf* Kanal für die Riechnerven, *Par* Parietale, *Po. F* Postfrontale, *Pr. a* Processus ascendens tecti synotici, *Pr. P* Processus anterosuperior des Prooticums, *Proc. par* Processus paroticus, *S. occ* Supraoccipitale, *T. marg* Taenia marginalis.

Fig. 7. Schädeldach einer erwachsenen Eidechse (*Tupinambis*), von hinten gesehen; dasselbe Präparat wie in Fig. 6. 7:2.

Knochen gelb; Knorpel blau; Bindegewebe grau. *Par* Parietale, *Pr. a* Processus ascendens tecti synotici, *Pr. P* Processus anterosuperior des Prooticums, *Proc. par* Processus paroticus, *S. occ* Supraoccipitale, *T. marg* Taenia marginalis, † Stelle in der hintern Biegungslinie, wo ein kleiner Vorsprung des Supraoccipitales das Parietale stützt.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Die Sensillen und die Entstehung der Augen bei *Hirudo medicinalis*.

Von

Dr. L. Hachlov.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Heidelberg.)

Mit Tafel 13—16 und 3 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung	262
II. Untersuchung	262
Sensillen	262
Literaturübersicht	262
Eigne Untersuchungen	268
Sehzellen	279
Literaturübersicht	279
Eigne Untersuchungen	282
Neurofibrillen	285
Auge	287
Literaturübersicht	287
Eigne Bemerkungen	288
Funktion der Hautsinnesorgane	291

Einleitung.

Wie wir schon früher erwähnt haben, sind bei den Hirudineen nur 2 Arten von Sinnesorganen bekannt und ist der Versuch, eine 3. Art solcher Organe zu entdecken, nicht als gelungen zu betrachten. Diese 2 Arten sind die Sinnesknospen und die Augen. Mangels gründlicher histologischer Untersuchungen hat man sich über die Natur dieser beiden Organe lange Zeit gestritten und alle möglichen Meinungen ausgesprochen. Über den feinern histologischen Bau, d. h. über den nähern Zusammenhang der einzelnen Zellen und ihrer Bestandteile untereinander, der so wichtig für das Verständnis der Tätigkeit solcher Organe ist, wußten wir bis jetzt nichts. Alle bisherigen Versuche gingen nicht weiter, als die Zahl der Zellen und ihre Form, so gut es ging, festzustellen. Kein einziger Forscher hat sich klar zu machen versucht, wie es möglich wäre, daß eine und dieselbe Zelle gleichzeitig als gewöhnliche Epithelzelle und als Sinneszelle funktionieren könne.

In dieser Richtung etwas weiter vorzudringen, habe ich in dieser Arbeit versucht. Bevor ich zu den Resultaten, die ich erhalten habe, übergehe, möchte ich über den augenblicklichen Stand unserer Kenntnisse einige Worte sagen, wo ich mit den sog. Sinnesknospen oder Sensillen beginnen will.

Sensillen.

Literaturübersicht.

1806 hat P. THOMAS auf der Dorsalseite jedes 5. Ringes des Körpers von *Hirudo medicinalis* ein Paar solcher Organe gesehen, FERMONT konnte 1854 schon 6—8 unterscheiden, und EBRARD endlich beschrieb und zeichnete sie, ohne indessen von ihrer Struktur und ihrer mit den Augen übereinstimmenden Lage etwas zu erwähnen. Erst jetzt begannen LEYDIG's (1861) Untersuchungen. Beim Studium der Augen beobachtete er bei *Hirudo* und *Haemopis* „ähnliche helle Gebilde in Trupps beisammen und von pigmentfreier Hülle umschlossen. In Menge besetzen sie namentlich den oberen, vorderen Lippenrand, wo sie dicht gedrängt stehen; oben am Kopfe, nach aussen von den Augen, dann wieder innerhalb des von den Augen begrenzten hufeisenförmigen Raumes, in der Mittellinie, verteilen sich ungefähr 20 grössere Organe. Auch die Körperringe weisen noch einzelne dieser Organe auf. Wie weit sie vielleicht vereinzelt nach hinten sich erstrecken, weiss ich nicht“. Diese Organe nannte er, wie ähnliche der Fische, „becherförmige“. Sie sind nach ihm „rundlich-ovale Becher, mit freier Mündung in der Haut. Ihre Wand

besteht aus langen, schmalen Zellen, welche als modificirte Epidermiszellen zu betrachten sind, trotzdem sie ein geschlossenes Ganzes bilden.“ Der Grund des Bechers soll nach ihm von Zellen des WAGNER'schen „Glaskörpers“ gebildet werden. Der einzige Unterschied zwischen den Zellen des „Glaskörpers“ der Becherorgane und denen der Augen wäre nach ihm, daß die Becherzellen nach mehrtägiger Behandlung mit Essigsäure ihre Lichtbrechung verlören, während die der Augen sie behielten.

Über die Innervierung der Organe bemerkt LEYDIG, daß „die Nervenendigungen für je ein Organ aus 2—3 Primitivfasern bestehen, die von einer deutlichen Neurilemmscheide umhüllt wären, die eine Fortsetzung der bindegewebigen Kapsel jenes Theiles des Bechers darstellt, der von den großen klaren Zellen gebildet wird. In der Nähe des Bechers verschmelzen die bisher deutlich gesonderten Primitivfasern zu einem einzigen nervösen Stück mit welligen Rändern, dessen Fortsetzung sich in den Boden des Bechers begräbt, um dort, innerhalb des von den glaskörperartigen Zellen übrig gelassenen centralen Raumes zu endigen. Doch geschieht dies unter Veränderungen, denen schwer zu folgen ist.“

Der Mangel des Pigments erlaubte ihm nicht, diese Gebilde auf eine Stufe mit den Augen zu stellen, obwohl sie, wie die Augen, von 3 Paar Kopfnerven innerviert werden, welche von der oberen Hirnportion entspringen. Im Gegensatz zu FERMONT, welcher glaubte, daß die Organe zur Atmung dienen könnten, meint LEYDIG (1861), daß sie als Tastorgane funktionieren, weil sie gerade da stehen, wo der Tastsinn des Tieres am stärksten entwickelt sein müsse. Er vermutet auch, daß sie außerdem als Geruchsorgane dienen, weil die Egel das Blut mancher Kranker nicht saugen wollen.

Später konstatierte RANKE (1874) eine noch weitere Verbreitung dieser Organe. Er fand, daß sie sich über die ganze Körperhaut erstrecken und auf der Grenze der Segmente stehen. 1884 hat ferner BOURNE diese Organe untersucht und abgebildet: obwohl er aber in ihrer Erkenntnis einige Fortschritte über LEYDIG hinaus machte, blieb seine Schilderung noch ziemlich unvollständig. Er vermutete nur, daß er den Zusammenhang der Sinneszellen mit den Nerven auf Gefrierschnitten, welche mit Goldchlorid behandelt waren, gesehen habe, bemerkt aber sofort, „My inability to say much upon this subject is the less to be regretted since LEYDIG has dealt with these simple tactil bodies, and their derivatives, the eyes in a most detailed manner“.

In demselben Jahre untersuchte auch WHITMAN (1884) die Organe und erlangte zuerst eine Vorstellung von ihrer segmentalen Anordnung und damit von ihrer Bedeutung für die Feststellung der Segmente; auch gewann er damit wesentliche Aufschlüsse über die Entstehung der Augen. Er wies 1884 bei *Haemopsis*, *Aulastoma* und *Macrobodella* und später (1885) auch bei *Hirudo* nach, daß die Sensillen in 8 Längsreihen auf der Dorsal- und 6 Längsreihen auf der Ventralseite angeordnet sind; dabei kommt je eine Querreihe auf je 5 Körerringel. Solcher Querreihen zählte er 26. Die Längsreihen der Dorsalseite hat er folgendermaßen unterschieden: längs der Mittellinie 2 „median rows“, weiter 4 „lateral rows“, je 2 rechts und links von den Mittelreihen, endlich 1 „marginal

row“ längs jedem Körperrand. Die Sinnesorgane liegen im 1. Ringel jedes Segments, die Nephridialöffnungen dagegen im letzten. Von der Lage der Augen wird später die Rede sein. Was die Bedeutung dieser Organe betrifft, so war es bis dahin noch nicht klar, ob sie nur als Tastorgane funktionieren. Schon RANKE vermutete, daß ihnen auch Sehvermögen zukomme; er hat es aber sofort wieder als unmöglich bezeichnet. Obwohl WHITMAN die Beziehungen der Organe zu den Augen ganz richtig erkannte, so erlaubte ihm, wie LEYDIG, die Abwesenheit des Pigments nicht, sie als lichtrecipierende Organe anzusehen.

1886 untersuchte er den Bau der Organe bei *Clepsine*, *Hamadyspa* und *Hirudo* nochmals und fand, daß sie neben verlängerten Epithelzellen noch eine andere Art von Zellen enthalten, welche tiefer liegen und Ganglienzellen zu sein scheinen. Dabei bemerkt er: „so far as I have been able to learn, these elongated peripheral cells of the bulb are never prolonged beyond the cuticle“.

Bei *Hirudo* beobachtete WHITMAN außerdem, daß die Zellen des Organs noch mehr verlängert und sehr oft zu Gruppen vereinigt sind, „to each of which [Gruppe] runs a distinct branch of the nerve“. Er bemerkt außerdem, daß die „segmental sense organs of *Macrobdella* do not function as organs of taste or smell“.

APATHY (1888) untersucht diese Organe näher; er vermischte aber hierbei die eigentlichen Sinnesorgane und die früher beschriebenen Hautwarzen, wodurch er die Angelegenheit verwirrte. Auf solche Weise glaubte er im ganzen 18 Längsreihen von Sinnesorganen konstatieren zu können.

Bei der Beschreibung von *Piscicola* bemerkte er, daß „die Sensillen alle über das allgemeine Niveau der Cuticula emporragen, aber auch retrahiert werden können. Das sind jene Gebilde, welche ich als evidente Sinnesorgane Tastkegelchen nenne“. Sie seien bei allen Hirudineen vorhanden und ihrer Struktur nach gleich beschaffen. Außerdem bemerkt er: „Darum betrachtet WHITMAN jene Warzen als segmentale Sinnesorgane (wo, konnte ich nicht finden!), freilich als ganzes auch so mit Unrecht, denn wie erwähnt, gibt es zwar an den Warzen ein oder mehrere Tastkegelchen, aber diese machen bei *Clepsine sexoculata* nur einen ganz verschwindend kleinen Teil der Warze aus, wogegen das übrige aus Muskeln, Drüsen, subepitheliales Bindegewebe und gewöhnlichen Epithelzellen besteht.“ Alle Organe von *Clepsine* teilt er in 2 Arten ein; die erste Art bilden die, welche in eine Pigmenthülle eingeschlossen sind und ihre Cilien verloren haben; die der zweiten Art besitzen keine Pigmenthülle, wohl aber Cilien. Dabei macht er WHITMAN den Vorwurf, daß er keine Cilien und dazugehörige Basalkörperchen gesehen hat, und will dies dadurch erklären, daß WHITMAN unbedingt beweisen wollte, daß diese Organe keine Tastorgane sind. „Tastkegelchen sind das primitive Sinnesorgan der Hirudineen“, welche in 18 Längslinien oder wenigstens in einer auf diese zurückführbaren Stellung angeordnet sind. „Sie sind über den ganzen Körper in gleicher Weise verbreitet und lassen aus sich durch segmentale Differenzierung in der Kopfgegend die Augen hervorgehen. Die segmentale Differenzierung an dem Mittelkörper der Hirudineen ist aber höchstens in

geringen Spuren und nur bei gewissen Arten vorhanden, indem die Tastkegelchen eventuell vergrößert, auf gewisse Hautwarzen gerathen oder eine aus Pigment, resp. aus jenen gelblichen, opaken Zellen bestehende Unterlage bekommen. Von segmentalen Sinnesorganen des Mittelkörpers der Hirudineen kann jedoch noch keine Rede sein.“

Später bemerkt er, daß das Verdienst WHITMAN's, welcher zuerst die seriale Homologie der Hautgebilde der Hirudineen erkannt hat, seine Bedeutung verliert. In der Arbeit „Süßwasser-Hirudineen“ versucht APATHY (1888) die Längslinien, in welchen die Organe am Körper stehen, mit Namen zu belegen. Er unterscheidet „innere und äußere Paramedian-, innere und äußere Paramarginal- und Marginallinie“ (p. 730). Diese Arbeit bringt keine Klarheit in die Frage nach den Sinnesorganen, welche er auch hier behandelt. Er schreibt: „Die Tastkegelchen können auf hervorspringende Warzen der Haut gerathen sein. Außerdem können die Tastkegelchen eine kleinere oder größere Gruppe von specifischen, epitheloiden Zellen, welche die Cuticula in ein retrahirbares Kegelchen emporwölben und welche alle, ausnahmslos, je ein Tasthärchchen besitzen — mit einer Unterlage von gelblichen, opaken, fetthaltigen Zellen oder eigenthümlichen Pigmentzellen versehen sein“ (p. 730). Was kann es bedeuten? Sind dies epitheloide Zellen mit Härchen-Sinneszellen, dann können sie nicht muskulös sein und können nicht die Cuticula zu einem retrahierbaren Kegelchen emporwölben.

WHITMAN (1889) gelangte in seiner Arbeit „Some new facts usw.“ zu der Überzeugung, daß „the segmental sense organs are double organs, both in the structure and in function. There is an axial cluster of elongated cells, terminating at the surface in minute hairs and representing most likely a tactile organ. Around and beneath the tactile cells, are the large, clear visual cells so characteristic of the eye. Thus we have a visual and tactile organ combined; both derived from a common mass of indifferent epidermal cells, and both supplied by fibres from a common nerve branch“. Drei Jahre später publizierte WHITMAN (1892) eine weitere Arbeit. Er schlägt eine neue Bezeichnung für die Sinnesorgane vor, nämlich „sensillae“, welchen Terminus HAECKEL in seiner Anthropogenie gebraucht hat. Außerdem teilt er mit, daß er außer segmental angeordneten Sensillen noch kleinere gefunden hat, welche regellos zerstreut sind. Diese kleinern Organe werden nicht von selbständigen Nervenästen versorgt, sondern von Zweigen der Nerven der großen Sensillen.

LEUCKART bemerkt in seinen „Parasiten des Menschen“ (1894, p. 602): „Im Grunde genommen sind die Sinnesbecher nichts anderes als eine Sammlung von verschiedenen zahlreichen und verschiedenen langen Sinneszellen, die zu einer hie und da ganz ansehnlichen, ei- oder spindelförmigen Gruppe vereinigt, trotz der Abwesenheit einer eigentlichen Hülle scharf gegen ihre Umgebung sich absetzen und mit ihrem hinteren Ende mehr oder weniger weit in die Unterhaut hineinragen.“ „Die grössten dieser Organe sind die Lippenbecher, welche bei *Aulastoma* und *Hirudo* einige Hundert von Zellen enthalten. APATHY hat auf Organe hingewiesen, welche aus etwa 15 Zellen zusammengesetzt sind. In solchen Fällen sind die Zellen auch nur wenig länger, als die gewöhnlichen Hautzellen.

Der Zahl der Sinneszellen entspricht natürlich die Zahl der zugehörigen Nervenfasern. Sie bilden an den grösseren Becherenden recht ansehnliche Bündel, die vor ihrer Vereinigung mit den Zellen meist wieder in kleinere Zweige zerfallen und mit einem jeden eine besondere Gruppe innervieren.“ Ganglienzellen, von welchen WHITMAN und APATHY geredet haben, hat LEUCKART nicht gesehen. Über die Organe, welche auf der Lippe und im Mund sich befinden, vermutet er, daß sie als Geschmacksorgane funktionieren könnten.

Im Jahre 1897 behandelte APATHY die Sinnesorgane von *Hirudo* eingehend.

An dieser Stelle möchte ich nur das mitteilen, was er über die Struktur der Tastkegelchen bemerkt. Er meint, daß am Aufbau dieser Organe dreierlei Epithelzellen teilnehmen, nämlich gewöhnliche oder Deckepithelzellen, Stützepithelzellen und Sinneszellen. Über die Deckepithelzellen sagt er, daß mitten im Tastkegelchen nur wenige Deckepithelzellen sind. Sie seien 20—30 μ lang; dabei weist er auf eine Zeichnung hin, von welcher er selbst früher gesagt hat, daß sie ein Seitenschnitt durch das Organ ist, und darum ist es kein Wunder, wenn an diesen Präparaten die Deckepithelzellen gerade in die Mitte des Schnittes fallen. Außerdem trennt er, worauf ich in meiner Arbeit (Die Körperwand von *Hirudo medicinalis* usw., in: Zool. Jahrb., Vol. 29, Anat.) schon aufmerksam machte, mit Unrecht den Zelleib scharf von der sogenannten „Subcuticula“ ab. Hier erwähnt er noch, daß „der Zellkörper der Deckepithelzellen in einer Entfernung von 4—5 μ von der Cuticula in parallele Längsfibrillen zerfällt, welche in die Substanz der Subcuticula übergehen. Von der Stelle an, wo der Zelleib in diese Fibrillen zerfällt, verliert die Zelle ihre bis hierhin sehr deutliche, scharfe Contourlinie. Diese tingirt sich im Goldchlorid oft auffallend dunkel. Sie entspricht keiner eigentlichen Zellmembran, sondern ist die Durchschnittslinie der dem Zellkörper stets dicht anliegenden, etwas condensirten Grenzschicht der interstitialen Grundgallerte. An der inneren Grenzfläche der Subcuticula geht sie quer in die entsprechende Contourlinie der benachbarten, wenn auch oft in gewisser Entfernung liegenden Epithelzellen über.“ Daraus folgt, daß er die Grenzen zwischen den einzelnen Epithelzellen in der sogenannten Subcuticularzone nicht gesehen hat, und auf den Zeichnungen gibt er sie auch nicht an. Die „Subcuticula“ ist nach ihm eine kontinuierliche Schicht.

Über die Stützepithelzellen bemerkt A.: „Im Inneren der Epithellengruppe der Tastkegelchen finden wir außer den Sinneszellen vorwiegend modificirte Deckepithelzellen, welche ich als Stützzellen auffasse. Vielleicht sind sie übrigens angehende Sinneszellen gewesen, welche aber ihren embryonalen protoplasmatischen Zusammenhang mit der betreffenden Nervenzelle verloren haben, weshalb auch das Hineinwachsen des sich allmählich in der Nervenzelle differenzirenden leitenden Elementes in sie unterblieben ist.“ Der einzige Unterschied zwischen Stützzellen und Sinneszellen ist das Vorhandensein des „Neurofibrillengitters“ in den letztern. Die Stützepithelzellen sind gewöhnlich schlank und 50—60 μ lang.

Über die eigentlichen Sinneszellen bemerkt er: „Sie sind im Verhältniss zu ihrer Länge, da sie in den grösseren Tastkegelchen, namentlich

am Mundrand nahezu 200 μ lang werden können, und auch vereinzelt in der Haut oder in kleineren Gruppen 50—100 μ messen, sehr dünn, man könnte sie fadenförmig nennen. Dieser Faden ist an seinem proximalen Ende zu einer kurzen, sich proximal rascher, distal etwas langsamer verjüngenden Spindel angeschwollen. In der spindelförmigen Anschwellung liegt der Kern und das den Kern umgebende Neurofibrillengitter.“

Die Sinneszelle erreicht im Gegensatz zu den andern Zellen die Cuticula in deutlicher Begrenzung. Jede Sinneszelle hat einen Fortsatz, der die Cuticula durchbohrt und im Leben über die Körperoberfläche frei hervorragt. Bei einer lebenden *Clepsine* sind diese Fortsätze 12 μ lang. „Sie endigen in einer sehr feinen Spitze und scheinen hohl zu sein, mit einem etwas stärker lichtbrechenden, außerordentlich feinen Faden, welcher in der Achse des Fortsatzes bis zu dessen Ende geht. Auch scheinen sie mit Ausnahme des Basalteiles handschuhfingerartig zurückziehbar und vorstülpbar zu sein.“ „Der 4—5 μ lange Basalteil scheint eine härtere Wand zu besitzen, es ist viel resistenter und bleibt im Präparat oft erhalten, wenn der übrige Fortsatz zu Grunde gegangen ist und höchstens zu einem kleinen Tröpfchen zusammengeschmolzen am Ende des Basalteiles hängen bleibt.“

Bei *Hirudo*, wo das Fixieren der Fortsätze gar nicht leicht ist, ist der Basalteil 2 μ lang, dagegen bei *Aulastoma* 8 μ . „Die Sinneszellen stehen auch in den grösseren Tastkegeln zum Teil vereinzelt da, zum Teil sind sie zu mehreren, kleineren und grösseren Gruppen vereinigt.“ Außerdem nehmen am Aufbau der Tastkegeln noch folgende Elemente Anteil: Endäste von Muskeln, Bindegewebszellen, Blutcapillaren, Lymphcapillaren, Drüsen, sehr wenig Pigmentzellen und sehr kleine Ganglienzellen.

Auf die Fibrillenfrage werde ich später eingehen müssen.

BAYER (1898) konnte im Gegensatz zu APATHY bei den Rhynchobdelliden keine 18 Längslinien von Sinnesorganen konstatieren, sondern 18 Längsreihen von Hautwarzen. Das Becherorgan besteht nach ihm aus einer Gruppe von modifizierten Hypodermiszellen. „Die verschmälerten oberen Enden dieser Zellen laufen zusammen und durchdringen die Cuticula, indem jede von ihnen in eine feine, starre Cilie ausläuft.“ „Das Becherchen besitzt keine umhüllenden Mantelzellen, wie solche bei den entsprechenden Sinnesorganen in anderen Thiergruppen bekannt sind“ und welche APATHY bei *Hirudo* gefunden zu haben glaubt. Außerdem hat B. gesehen, daß jede Zelle des Tastbecherchens mit einer Nervenfasern verbunden ist und daß unter den Organen Zellen liegen, welche er als Ganglienzellen deuten will.

Die Arbeiten von KENNEL (1887) und KOWALEVSKY (1896) bringen nichts wesentlich Neues. Die Innervierung des Organs konnte der erste nicht konstatieren, und der zweite hat gar keine Sinnesfortsätze der Sinneszellen gesehen.

In der letzten Zeit hat sich noch LIVANOW (1903, 1904, 1906) mit den Sinnesorganen beschäftigt. Er ist zu ganz andern Ergebnissen über die Segmentation von *Hirudo med.* gekommen als WHITMAN; er läßt nämlich die Organe nicht auf dem 1. Ring des Segments liegen, sondern

auf dem 3. Die Innervierung des Organs hat er gut verfolgt und schlägt eine andere Nomenklatur für die Längslinien vor, in welchen die Sinnesorgane liegen. Im Großen und Ganzen sind die Linien wie bei WHITMAN. In diesen Linien liegen bloß die „Sensillen“, d. h. nur die Organe mit Sehzellen, die Sinnesknospen ohne Sehzellen hat er über den ganzen Körper von *Hirudo medicinalis* zerstreut gefunden.

Auf die Arbeit von W. MAYER (1906) muß ich aus besondern Gründen erst später nach der Besprechung meiner eignen Untersuchungen hinweisen.

Eigne Untersuchungen.

In meiner Besprechung werde ich den von WHITMAN vorgeschlagenen Namen „Sensillen“ beibehalten, weil die andern Bezeichnungen eine falsche Vorstellung von dem Aussehen der Organe geben. Sie sind keine Knospen, auch keine Kegelchen oder Becher. Es ist bloß Zufall, wenn eine Sensille auf eine Hautwarze zu liegen kommt. Bei *Hirudo* konnte ich dies gar nicht beobachten; die Organe liegen hier immer zwischen den Hautwarzen (s. HACHLOV, in: Zool. Jahrb., Vol. 29, Anat., tab. 37, fig. 10 u. 11). Sie besitzen zwar eine eigne Muskulatur; daß sie jedoch durch diese so weit ausgestülpt werden können, daß sie wie eine Hautwarze aussehen und mit einer solchen verwechselt werden könnten, ist ganz ausgeschlossen. Im Gegenteil sind diese Organe an konservierten wie an lebenden Tieren meistens tellerförmig eingesenkt. Im Leben verändern sie ihre Gestalt so oft, daß von einer bestimmten Form kaum die Rede sein kann. Wie gesagt, liegen die Organe auf der höchsten Erhebung des Ringels und immer zwischen einzelnen Hautwarzen.

Was die Anordnung der Sensillen angeht, so konnte ich, wie WHITMAN, 8 Reihen auf der dorsalen und 6 auf der ventralen Seite feststellen.

Die großen Sensillen sind so angeordnet, wie es WHITMAN und LIVANOW geschildert haben. Die einzelnen kleinen Organe, welche entweder neben den größern Sensillen liegen oder nicht weit davon entfernt, werden meist von denselben Nervenästchen innerviert und besitzen, meiner Ansicht nach, keine Bedeutung für die Segmentation des Tieres, üben auch keinen Einfluß aus auf die regelmäßige Anordnung der größern Sensillen. Die 18 Längslinien, welche APATHY gefunden hat, kann ich nicht anerkennen. Am lebenden Tier sind diese Organe viel schwieriger zu beobachten, sie grenzen sich nicht deutlich von den umgebenden Epithelzellen ab, und erst nach Behandlung mit Alkohol, der das Pigment, welches in den Organen

steckt, teilweise auflöst, leuchten sie als weiße Pünktchen deutlich hervor.

Ein solches Organ wird von besonders modifizierten Epithelzellen gebildet.

An den Organen junger Tiere kann man alle Übergänge von den gewöhnlichen Epithelzellen bis zu den eigentlichen Sinneszellen verfolgen. Zuerst wird die Epithelzelle länger und dringt in das Innere des Körpers vor, wodurch die Kerne an solchen Stellen nicht eine gerade Linie bilden, sondern einen Bogen, wie es Fig. 13 Taf. 14, Fig. 17 Taf. 15 sehr deutlich zeigen.

So vollzieht sich nach meiner Ansicht die Anlage der Sinnesorgane. Eine deutliche Abgrenzung gegen das benachbarte Epithel kann man immer mehr oder weniger gut beobachten. Die Zellen liegen dicht nebeneinander und werden viel dünner als die danebenliegenden Epithelzellen. Bei den höchst entwickelten Organen großer Exemplare von *Hirudo medicinalis* wird diese Abgrenzung sogar noch deutlicher.

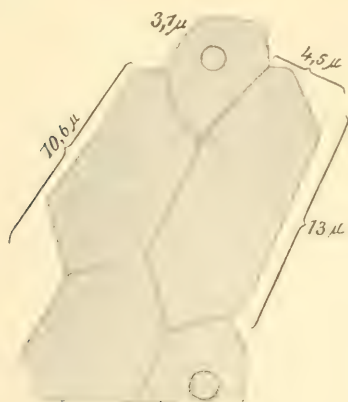


Fig. A.

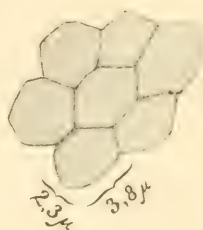


Fig. B.

Wenn man ein Stück gewöhnliches Epithel von außen betrachtet (Textfig. A) und hierauf zum Vergleich ein Sinnesorgan, wie es die Textfig. B zeigt, die in genau dem gleichen Maßstabe angefertigt ist (2250:1), so sieht man sehr deutlich, wie in den Sinnesorganen die Zellen verfeinert sind, so daß auf einem kleinen Platz zahlreiche konzentriert sind. An weiter entwickelten Organen kann man eine solche bogenartige Vorwölbung der Kernlinie nicht mehr beobachten, die Kerne liegen durcheinander. Die Sinneszellen sind bei so hoch

entwickelten Organen auffällig verschieden von den gewöhnlichen Epithelzellen. Sie werden spindelförmig, und im angeschwollenen Teile liegt der Kern, welcher bei jungen Tieren gar nicht von dem der übrigen Epithelzellen unterscheidbar ist.

Außer dieser Formänderung zeigen sie besondere Differenzierungen des Plasmas, bindegewebige Scheiden und anderes. Wir müssen zunächst den Bau der einzelnen Sinneszelle genauer kennen lernen.

Die Zellen haben, wie gesagt, die Form einer Spindel. Der distalste Abschnitt, der direkt unter der Cuticula liegt, hat noch die Form eines Petschaftes beibehalten (Fig. 1, Taf. 13; Fig. 14, Taf. 14), ist jedoch schon wesentlich verändert. Die Zellen stoßen nur noch mit ihrem distalsten Ende dicht unter der Cuticula zusammen; weiter nach innen, wo im gewöhnlichen Epithel die Fibrille (Schlußleiste) liegt, treten sie bereits auseinander, und die Fibrille (Fig. 1, 14, *f*) selbst dehnt sich tief nach innen aus, besitzt im Querschnitt etwa die Form eines Pinsels und bildet so um jede Sinneszelle einen bandartigen Gürtel (vgl. Fig. 3, Taf. 13 *f*). Das Plasma der Sinneszellen zeigt eine ausgesprochene Differenzierung. Die periphere Partie oder die Deckplatte, welche die Cuticula ausscheidet, besteht aus viel dichtem Plasma, das sich an der Oberfläche der Zelle entlang weiter nach innen erstreckt und so am distalen Zellende eine Art Gewölbe bildet (Fig. 1, Taf. 13 *gsc*), das sich viel intensiver färbt und besonders an seiner innern Grenze stärker verdichtet ist. Von diesem aus (Fig. 1, Taf. 13) steigen die plasmatischen Wabenwände bis zur Cuticula auf; die hierdurch entstehende Struktur entspricht der der gestreiften Zone der gewöhnlichen Epithelzellen. In der Achse der Deckplatte sieht man manchmal einen kanalartigen Gang, welcher sich von dem umgebenden Plasma mehr oder weniger scharf unterscheidet (Fig. 1 *sk*). Über diesem Kanal wird die Cuticula entweder von einem Sinneshaar durchbohrt (Fig. 1 *sf*) oder, wenn das Sinneshaar verloren gegangen ist, bemerkt man ein dunkles Streifchen, das sich von dem Kanal durch die Cuticula verfolgen läßt (Fig. 1). Die Zellwand (*wz*, Fig. 1 und besonders 14) wird in diesem distalsten Teile teils von verdichtetem peripheren Plasma, teils von einer zarten Bindegewebsscheide gebildet, die beide innig verwachsen sind. Im Innern der Zelle befindet sich das eigentliche sensorische Protoplasma (*sp*, Fig. 1 u. 14 linke Zelle); es ist sehr blaß und wasserreich, weshalb es in fast allen Konservierungsmitteln fadenartig zusammenschrumpft. Von diesem Faden gehen

hier und da feine Ausläufer (Fig. 1, 14 *sa*) bis zur Wand, wie es die mittlere Zelle der Fig. 1, Taf. 13 zeigt. Von diesem sensorischen Protoplasma wird, meiner Ansicht nach, auch das Sinneshaar gebildet. Dies macht es begreiflich, daß ein solch zartes Gebilde bei der Konservierung leicht zerstört wird oder zu einem Tröpfchen zusammenläuft. APATHY (1897, p. 652) beobachtete, daß die Sinneshaare sich einziehen und vorstrecken können, was ich für wohl möglich erachte. Es ist klar, daß der äußerste Teil der Sinneszelle als Deckplatte die Cuticula ausscheidet; und da dieser Teil mit der Sinnesfunktion gar nichts zu tun hat, liegt auch kein Grund vor, daß die Cuticula über dem Sinnesorgan dünner sein sollte als an andern Stellen der Haut, wovon ich auch nirgends etwas beobachtete.

An dieser Stelle möchte ich einen Irrtum korrigieren, welchen SKRATSCHOFF (1899) in seiner Arbeit über die Cuticula der Hirudineen begangen hat. Die Öffnungen, welche er als Sinneshaaröffnungen in der Cuticula von *Hirudo* beschreibt, sind nichts anderes als die Drüsenöffnungen im Bereich der Sensillen, deren Zahl, wie wir sehen werden, beträchtlich sein kann.

Wenn wir den Längsschnitt (Fig. 1, Taf. 13) mit Querschnitten durch die Sensillen vergleichen, so finden wir eine ausgezeichnete Übereinstimmung. Fig. 2, Taf. 13 ist ein Flächenschnitt durch die äußerste Schicht des Sinnesepithels. Die Umrisse der Sinneszellen sind sehr deutlich und entsprechen den Zellgrenzen der Deckplatten auf Fig. 1 in den Dimensionen ganz genau. Der Durchmesser beträgt hier und dort ca. $3,8 \mu$. Mit dieser Umgrenzung (*gsz*) ist eine zweite innere (*wz*) durch eine einzige Wabenreihe (Alveolar-saum) verbunden. Im Zentrum liegt eine dunkler tingierte Scheibe mit einem Punkt in der Mitte (*g.sch + sk*), von der ebenfalls eine Reihe Wabenwände nach außen ausstrahlen. Es ist die Gewölbescheibe mit dem Kanal (*sk*) für das Sinneshaar. Der Durchschnitt durch die Gewölbescheibe beträgt ca. 1μ wie auch auf Fig. 1.

Zwischen den Polygonen der Sinneszellen liegen noch andere, welche einzelligen Drüsen angehören (Fig. 2 *do*). Manchmal liegen die Drüsenöffnungen auch zwischen 2 Sinneszellen.

Wenn der Flächenschnitt einige μ tiefer verläuft, so zeigt sich ein recht merkwürdiges Bild, dessen Deutung mir zuerst viel Schwierigkeiten machte.

Die Gesamtansicht ist deutlich an der Photographie Fig. 28 zu sehen. Die Figg. 3 u. 4 stellen einige Zellen eines solchen Präparats dar. Fig. 3 ist von Alkoholmaterial, Fig. 4 von Sublimat-

Alkoholmaterial. Die Stelle, welche Fig. 3 darstellt, ist dem Zentrum der Photographie 28 entnommen. Wie wir sehen, wird das ganze Sehfeld von kleinen Kreischen gebildet; in jedem Kreischen sieht man an Sublimat-Alkoholmaterial den Querschnitt eines plasmatischen Fadens (*p.sch*), d. h. des oben erwähnten geschrumpften Fadens des sog. sensoriiellen Plasmas. Bei Konservierung mit Alkohol ist dieses Plasma nicht so stark zusammengeschrumpft und füllt daher das Kreischen meist ganz aus (Fig. 3); nur in einzelnen Zellen ist eine solche Schrumpfung eingetreten. Wenn das Plasma geschrumpft ist, so ist natürlich keine Struktur zu erkennen, während bei guter Erhaltung ein feinmaschiges Plasma mit Alveolarsaum am Rande (Fig. 3 *sp*) ziemlich deutlich ist.

Der Durchschnitt der Zellen (die erwähnten Kreischen) auf Querschnitten (Fig. 3 u. 4) und Längsschnitten (Fig. 1) beträgt 3—3,5 μ .

Der Plasmafaden der geschrumpften Zellen besitzt fast regelmäßig 1 μ im Durchmesser.

Was die Wand (*wz*) der Zelle angeht, so ist sie nach meiner Meinung durch Verwachsung einer Bindegewebsscheide mit der Zellwand entstanden; sie ist etwa 0,4 μ dick. In dieser Wand verlaufen Fibrillen. In meinen Zeichnungen (*nf*, Fig. 3 u. 4) habe ich sie als Punkte angedeutet. An Schnitten, welche mit Eisenhämatoxylin gefärbt waren, traten diese Fibrillen als schwarze, starkkonturierte Fäden hervor, welche aber, wie gesagt, immer in der Zellwand verbleiben; kein einziges Mal konnte ich beobachten, daß eine solche Fibrille im Innern der Zelle selbst auftrat.

Die Deutung solcher Bilder (Fig. 3 u. 4) war, wie bemerkt, recht schwer. Die erwähnten Kreischen (Zellwände), die sich zu den Färbemitteln wesentlich anders verhalten als das Protoplasma des Innern, könnte man auch als besondere Epithelzellen auffassen, welche um die eigentlichen Sinneszellen eine Art Scheide bilden. Um festzustellen, welche Anschauung die richtige ist, habe ich folgenden Weg eingeschlagen: Wenn jedes Polygon der Oberfläche aus 3—5 Zellen bestehen sollte, was man bei einigen Bildern hätte annehmen können (später habe ich erkannt, daß an diesen Präparaten die Zellen durch die Konservierung stark deformiert waren), so müßte man erwarten, daß zu jedem solchen Polygon in der Tiefe auch 3—5 Kerne gehörten.

Mit Hilfe des LERTZ'schen Netz-Okular-Mikrometers habe ich an mehreren Serien die Kerne einer Sensille in sämtlichen Querschnitten (gewöhnlich 18—20 à 5 μ dicke Schnitte) gezählt. Ich

bekam etwa die Zahl 720. Wenn wir aber die Kernlänge berücksichtigen, welche 6—9 μ beträgt, so ist es klar, daß bei 5 μ Schnittdicke fast alle Kerne durchschnitten und daher mehrmals gezählt sein mußten. Wenn wir annehmen, daß im allgemeinen jeder Kern 2mal getroffen wurde, so ergäbe sich die Kernzahl zu ca. 360. Die Zahl der Zellpolygone der Oberfläche ließ sich durch Zählung zu ca. 470 feststellen. Bei Annahme, daß jedes Polygon ca. 3 Zellen entspreche, so wären hierzu ca. 1410 Kerne erforderlich, also viel mehr als die gefundenen 360. Gegen diese Rechnung lassen sich aber Zweifel erheben, da bei regelmäßigem Alternieren von Zwischenzellen mit den Sinneszellen die Zahl der letztern etwa eben so groß sein müßte wie die der erstern, also ca. 470. Die Gesamtsumme der Zellen wäre daher 940; immerhin noch wesentlich höher als die der gefundenen Kerne. Wenn wir zwar berücksichtigen, daß am Aufbau des Organs auch Pigmentzellen, Bindegewebszellen und Muskelzellen mit ihren Kernen teilnehmen, so wird die Wahrscheinlichkeit, daß die Scheide der Sinneszellen aus besonders differenzierten Epithelzellen gebildet werde, noch geringer.

Meine weiteren Untersuchungen scheinen diese Annahme noch weiter zu bestätigen.

Wenn wir Fig. 3 nochmals ins Auge fassen, so finden wir, daß zwischen den einzelnen kreisförmigen Zeldurchschnitten eine Art Scheidewand (*f*) besteht; es sind dies die Durchschnitte durch die auf dem sog. Längsschnitt geschilderten sog. „Fibrillen“ (Fig. 1 *f*), welche eine Art Gürtel um jede Zelle bilden, der jedoch nicht tief hinabreicht, sondern bald aufhört (Fig. 4). Ich muß hier hervorheben, daß der Raum zwischen den einzelnen Zellen von Bindesubstanz und feinen Bindegewebsfibrillen ausgefüllt ist; außerdem finden sich dort auch Pigmentzellen (Fig. 1 *p*). Wenn wir weiter in die Tiefe gehen, so finden wir (Fig. 5, Taf. 13), daß die Zellen unregelmäßiger werden und sich verdicken; ihr Plasma hat noch sehr lockern Charakter, ist aber nicht mehr zu einem Faden zusammengeschrumpft. Eine Bindegewebshülle liegt jeder Zelle an, besitzt aber an dieser Stelle nicht mehr die scharfe Abgrenzung gegen das Plasma, die wir höher bemerkt haben, erst in größerer Tiefe kommt sie wieder zum Vorschein. Die Zwischenräume zwischen den Zellen sind durchschnittlich 1 μ breit. Der Durchmesser der Zellen beträgt ca. 4,5 μ .

Noch ein paar Schnitte tiefer treten die Kerne der Sinneszellen auf (Fig. 6). Die Zwischenräume sind nun bedeutend breiter geworden. Die Oberfläche jeder Zelle wird von einer deutlich hervortretenden

verdichteten Bindegewebshülle eingeschlossen; Bindegewebsfibrillen und Pigmentzellen sind reichlicher. Die Durchschnitte durch die Zellen sind recht verschieden groß, da die Kerne sich in verschiedenen Höhen finden. Die Zelle mit Kern, in welchem die Chromatin-substanz sehr deutlich zu sehen ist, hat $7\ \mu$ Durchmesser. — Noch etwas tiefer begegnen wir schon dreierlei Durchschnitten durch die Sinneszellen (Taf. 14, Fig. 7, 8): einmal wie vorher Durchschnitten durch die schmalern distalen Partien einzelner Zellen, zweitens solchen durch die Kernregion und endlich Durchschnitten durch die proximalen Nervenausläufer der Sinneszellen. In dieser Region tritt zuerst die Zusammengruppierung der Zellen deutlich auf.

Auf Fig. 7 erkennt man, wie die Zellen in einer gemeinsamen Bindegewebsscheide zu einer Gruppe vereinigt sind, welche allerdings schon am nächst tiefern Schnitt (Fig. 8) wieder in 3 gesonderte zerfallen ist. Die Bindegewebsscheide, die den Nervenfortsatz der obern Zelle umhüllt, ist sehr deutlich. Die Wabenstruktur des Plasmas war bis jetzt nicht sehr deutlich; erst im tiefsten, bauchigen Teil der Sinneszellen tritt sie mit schematischer Schärfe hervor. In Fig. 8 sehen wir schon einen Durchschnitt durch einen Nervenast (*n*), ferner einen sehr mächtigen Drüsengang ($7\ \mu$, *gt*), 3 Durchschnitte durch die distalen Enden von Sinneszellen und 2 Zellen mit Kern. Die Bindegewebsscheiden sind sehr deutlich; der Durchschnitt durch die linke Sinneszelle beträgt $9\ \mu$.

Noch etwas tiefer treffen wir (Fig. 9) auf Durchschnitte von Zellen, deren Bindegewebsscheide (*gbsch*) einen veränderten Charakter erhalten hat: sie ist viel dicker geworden und hat ein glasiges Aussehen. In dieser Scheide liegt die eigentliche Sinneszelle mit scharf ausgeprägten Waben.

Endlich gelangen wir zum tiefsten Abschnitt der Sinneszelle (Fig. 10). Wir sehen sie hier deutlich in der Scheide (*gbsch*) liegen und in einen feinen Fortsatz (*nas*) auslaufen, der in die Nerven-faser übergeht. Durch die Konservierung wurde ein Hohlraum zwischen der Zelle und ihrer Scheide gebildet. Der Durchmesser dieser Zelle ist $13\ \mu$. Von besonderer Wichtigkeit ist der kleine Kern der Bindegewebsscheide. Solche Bilder trifft man in den Präparaten nicht allzu oft, ich konnte sie bloß 3mal beobachten.

Das Ergebnis der vorstehenden Untersuchungen über die Sinneszellen wäre demnach etwa folgendes: Jede Sinneszelle (Fig. 14) hat etwa die Form einer langgestreckten Spindel, deren Proximalende in die Nerven-faser übergeht, während das distale die Form eines

Petschaftes beibehalten hat und wie eine gewöhnliche Epithelzelle an der Bildung der Cuticula teilnimmt. Diese Zelle hat eine bindegewebige Scheide, welche distal bis zur Deckplatte reicht und in welcher gelegentlich in der Gegend des Kerns der Sinneszelle ein Kern vorkommt. Diese Scheide ist dick und mehr hyalin in der tiefern Region und wird distalwärts dünner, wo sie mit der Wand der Sinneszelle verschmilzt.

An der Sinneszelle selbst lassen sich verschiedene Differenzierungen des Plasmas unterscheiden. Der äußerste Abschnitt (Deckplatte), wie gesagt, scheidet die Cuticula ab, der innere ist sensorisch. Dieser Teil wird distal von zartem, wasserreichem, feinwabigem Plasma gebildet, welches allmählich tiefer in grobwabiges übergeht und endlich in eine Nervenfaser ausläuft.

Die bindegewebige Scheide der Nervenfaser geht direkt in die Scheide der Sinneszelle über. Das distale Sinneshaar der Sinneszelle wird von dem sensorischen Protoplasma gebildet und ist daher sehr zart und schwer zu konservieren. Wir haben schon früher hervorgehoben, wie allmählich die Epithelzellen in typische Sinneszellen übergehen. In den Organen sehr junger Tiere gibt es Zellen (Fig. 12, 13, 17, 32), welche fast gerade so aussehen wie gewöhnliche Epithelzellen, aber einen proximalen Ausläufer besitzen, der auf den Zusammenhang mit einer Nervenfaser hinweist. — Der zutretende Nerv teilt sich in feine Ästchen, und jeder Ast innerviert entweder eine einzelne Zelle oder die ganze Gruppe. Solche Gruppen kann man sehr deutlich auf den Photographien 29, 32 *gr. sz* erkennen, aber es ist selbstverständlich, daß das Ästchen, welches eine Gruppe innerviert, mehrere Nervenfasern enthalten muß. Derartige Sensillen können aus sehr wenigen Zellen gebaut sein (aus 3, wie ich einmal beobachtet habe) oder aus einer großen Menge (bis 500) Zellen. Einen prinzipiellen Unterschied zwischen diesen kleinen und den großen Organen, wie ihn LAVANOW behauptet, fand ich nicht.

Die später zu besprechenden Sehzellen können sowohl neben solchen kleinen Organen liegen und sich daraus entwickeln als neben den größeren. Später werden wir solche Fälle kennen lernen.

Die Stützepithelzellen, welche APATHY gesehen hat, konnte ich nicht finden; d. h. alle Zellen, welche ich beobachtete, zeigen die oben geschilderte Struktur, sind also Sinneszellen. Es ist klar, daß man bei 1000facher Vergrößerung nicht jede einzelne Zelle eines solch komplizierten Organs von Anfang bis zu Ende verfolgen kann. Wie gesagt, widerlegen kann ich die Annahme von APATHY, daß es besondere Stützzellen gibt, die früher Sinneszellen waren

und ihr Zusammenhang mit dem Nerven sekundär verloren haben, nicht, ich muß nur betonen, daß alle Zellen die oben geschilderten Strukturen zeigen. Wenn es möglich sein sollte, daß die Stützepithelzellen denselben Bau wie die Sinneszellen beibehalten haben, dann kann ich zustimmen, andernfalls muß ich das Vorkommen besonderer Stützepithelzellen bestreiten. Außerdem sehe ich gar nicht ein, warum solche Zellen da sein müssen. Die Organe haben doch schon sehr viel Stützelemente, erstens Bindegewebscheiden, zweitens eine ganze Fülle von Drüsenausführungsgängen, drittens Pigment und viertens Muskulatur.

Was die sog. Deckepithelzellen angeht, so ist es klar, daß am Rande des Organs die Sinneszellen aufhören müssen und daß, wo sie aufhören, sich die gewöhnlichen Epithelzellen oder Deckepithelzellen finden. Daß APATHY solche Zellen im Innern des Organs beobachtet haben soll, scheint mir unwahrscheinlich. Wie will er sie dann von Stützepithelzellen unterscheiden?

Außer den Pigmentzellen und den Bindegewebsselementen, welche die Räume zwischen den einzelnen Zellen ausfüllen, nehmen die Schleindrüsen (die „tiefliegenden“) großen Anteil am Aufbau der Sensillen. Ihr Körper liegt tiefer im Innern in der Muskulatur, wie wir schon gefunden haben; ihre Ausführungsgänge aber durchsetzen die Sensillen in großer Zahl. Diese Schleimabsonderung scheint mir sehr zweckmäßig zu sein, weil die zarten Sinnesfortsätze erst hierdurch gestützt werden.

Die Muskulatur der Sensillen besteht aus wenigen sternartig verzweigten horizontalen Muskelzellen (Fig. 17, 30 *ms*), die den gleichen Ursprung haben wie die Hautmuskulatur. Diese Zellen liegen zwischen den Zellen des Organs selbst und bewirken seine Vorstülpung. Außerdem treten noch dorsoventrale Muskelfasern (Fig. 12, 16, 17 *dr*) und manchmal auch Abzweigungen der Ringmuskulatur an das Organ heran (Fig. 17 *arr*). Alle geschilderten Elemente bilden zusammen eine Sensille, die innen noch von Bindegewebsfasern umspinnen und dadurch scharf von der Umgebung abgetrennt wird, wie es Photographie 29 deutlich zeigt.

Photographie 30 zeigt einen Querschnitt durch eine Sensille in der tiefsten Region. Man sieht auf ihr erstens zwei Durchschnitte durch die Sehzellen (*az*), weiter Ringmuskelfasern (*rr'*), Drüsen (*od*, *gt*), eine sternartige Muskelzelle der Sensille (*ms*) und die Durchschnitte durch die Sinneszellen mit ihren Scheiden (*sz* + *b. sch*), wie sie auf Fig. 9 u. 10 abgebildet sind.

Alles ist von Bindegewebsfibrillen umspinnen. Der größern Deutlichkeit wegen möchte ich noch auf zwei Photographien hinweisen, welche die Lage des Organs und die einzelnen Elemente deutlich zeigen. Photographie 32 zeigt die Lage der Sehzellen (*az*) bei solchem Organ und die Gruppierung der Sinneszellen. Wabige Strukturen kann man auch sehr deutlich erkennen. Muskulatur und Nervendurchschnitte erkennt man deutlich. Photographie 33 zeigt die Nervenverbindung, wie ich es auf Fig. 10 dargestellt habe, und außerdem noch viele Einzelheiten.

Wenn wir durch ein solches Organ 3 Querschnitte legen, so würde Photographie 28 dem äußersten, 29 dem mittlern und 30 dem tiefsten entsprechen.

Ganglienzellen, welche am Aufbau des Organs teilnehmen, wie APATHY und andere Forscher gefunden haben, konnte ich nicht erkennen.

Alle Zellen, auch die rundlich aussehenden (Fig. 13, 17), halte ich für umgebildete Epithelzellen, weil jeder Zelle, wie wir schon oben gesehen haben, einem Flächenpolygon entspricht.

Die Lymphcapillaren, welche sich nach APATHY in so zahlreicher Menge in den Organen finden sollen, habe ich bei voll entwickelten Organen nicht sehen können; dagegen trifft man bei Organen junger Tiere solche Bildungen wie zwischen den gewöhnlichen Epithelzellen sehr oft: sie sind aber meiner Ansicht nach nichts anderes als die schon früher beschriebenen zwischen 2 benachbarten Zellen sich befindenden Zwischenräume mit den Wabenwänden, die eine Fibrille vortäuschen.

Blutcapillaren, welche APATHY in „kleiner Zahl“ in den Organen beobachtet hat, habe ich kein einziges Mal bemerkt, sie liegen gewöhnlich im Bindegewebe unter dem Organ. Es ist auch klar, daß bei einer derartigen Konzentrierung der Zellen kein Platz für die Capillaren bleibt. Die Atmung des Tieres wird nicht gestört, wenn sie an diesen Stellen ausgeschaltet sind.

Hier möchte ich einige Worte über die Arbeit von W. MAYER sagen. Er vertritt die Ansicht, daß die größte Zahl der am Aufbau der Sensillen von *Clepsine* beteiligten Cylinderzellen Stützepithelzellen sind und nur wenige spindelförmige, richtige Sinneszellen. Diese feinen Sinneszellen laufen endlich in ein feines Sinneshaar aus. Warum er meint, daß diese seine Meinung „im Gegensatz zu der seither herrschenden Ansicht steht“, weiß ich nicht. Schon BOURNE und Andere stellten sich die Sache so dar wie MAYER.

Er stützt seine Annahme wesentlich auf die Tatsache, daß sich die genannten spindelförmigen Zellen mit Methylenblau sehr gut tingieren — einige Zeilen später sagt er aber, „daß man diese Zellen nach ihrem Aussehen auch für einzellige Drüsen halten könnte, die diese sich mit Methylenblau ebenfalls stark färbten“. In diesem Fall kann man doch unmöglich die Färbbarkeit mit Methylenblau für einen genügenden Beweis für den sensorischen Charakter nur der spindelförmigen Zellen halten. Das Interessanteste an dieser Arbeit ist aber die Tatsache, daß MAYER gerade solche Bilder bekommen hat, wie ich sie vorhin geschildert habe (Fig. 3, 4, Taf. 13; Fig. 10, Taf. 14): aber die Annahme, daß nur die Spindelzellen die richtigen Sinneszellen sind, hat ihm den Weg für die richtige Deutung dieser Bilder versperrt, und er hat die Bilder wie fig. 13 u. 18, tab. 27 nur wunderbar gefunden und gar nicht zu erklären versucht. Sein Bild 13 deute ich als identisch mit meinem, welches die Photographie 28 und in den Einzelheiten die Figg. 3 u. 4 darstellen und welches ich schon oben genügend geschildert habe.

Bei einem so primitiven Tier wie *Branchellion* hat er die Bindegewebsscheide um jede Zelle mit ausgezeichneter Deutlichkeit gesehen und als „feinen Hyalinsaum der Zelle“ bezeichnet, aber dieser Beobachtung wiederum nicht die genügende Aufmerksamkeit zugewendet.

Nach dem, was ich gesagt habe, glaube ich, daß der Typus im Bau der Sinnesorgane, welchen ich für *Hirudo medicinalis* geschildert habe, auch für andere Hirudineen Geltung hat. Nur der verschiedene Grad der Komplikation, welchen einige Teile erreicht haben, bedingt etwas verschiedene Bilder.

Wir wenden uns nun zu den Sehzellen, welche die Sensillen häufig begleiten. In einer typischen Sinneszelle, wie Fig. 12 u. 15 zeigt, kann eine Vacuole auftreten. Die Zelle selbst vergrößert sich rasch; die Vacuole wächst ebenfalls, und das sie umgebende Plasma bildet sich zu einer radiär gestreiften Zone aus (Fig. 15 *szo*). Der Kern liegt entweder unter dieser Vacuole oder an ihrer Seite (Fig. 15, 12 *k*). Wenn wir diese Umbildung der Sinneszelle noch weiter verfolgen, so kommen wir zu Zuständen, wie ich sie auf Fig. 17 dargestellt habe.

Wir beobachten eine ansehnliche Zelle, die nichts anderes ist als eine Sehzelle, welche sich aber offenbar aus einer gewöhnlichen Sinneszelle entwickelt und ihren Zusammenhang mit der Sensille noch nicht verloren hat, indem sie doch einen distalen Fortsatz ent-

sendet, der zwischen die Sinneszellen der Sensille zur Cuticula zieht. Wenn diese Umbildung weiterschreitet, dann verliert die Zelle den distalen Fortsatz und Zusammenhang mit der Oberfläche und sondert sich ab auf solche Weise entstehen die Sehzellen, welche eine große Rolle bei den Hirudineen spielen. Nachdem wir die Entstehung solcher Sehzellen neben den Sensillen kennen gelernt haben, wollen wir sehen, wofür sie früher gehalten wurden und was man bis jetzt über ihre Herkunft und ihren Bau ermittelt hat.

Sehzellen.

Literaturübersicht.

In den ältesten Arbeiten über die Augen finden wir gar keine Angaben über den feinem Bau der Sehzellen. WAGNER bezeichnete diese Zellen als Zellen des „Glaskörpers“. Erst LEYDIG (1861) gab eine Beschreibung ihres Baues. Ich kann hier den Bau der eigentlichen Augen nicht berücksichtigen und werde nur das erwähnen, was über die Sehzellen selbst gesagt worden ist.

LEYDIG nannte die Sehzellen „zellige Elemente“ und beschreibt sie als „gross, hell, ziemlich stark lichtbrechend“. „Sie besitzen ferner eine dicke, etwas glänzende Membran, scharf abgeschieden von dem inneren Hohlraum. Der Kern ist, wie bei verschiedener Einstellung sicher ausgemittelt werden kann, mit der dicken Zellwand in continuirlichem Zusammenhang, derart, daß er eigentlich einen kugligen, von der Zellwand ins Innere vorspringenden, an der Wurzel eingeschnürten Körper vorstellt.“ Es ist klar, daß es sich hier gar nicht um den wirklichen Kern handelt, sondern um einen Vorsprung in das Innere der Vacuole, was RANKE (1874) richtig erkannte. Schon LEYDIG hielt diese Zellen, von morphologischen Erwägungen ausgehend, für umgebildete Epidermiszellen, ohne jedoch auszuführen, wie er sich diese Umwandlung vorstellt. Nachdem RANKE (1874) erkannte, daß der genannte Vorsprung kein Kern ist, ohne jedoch den eigentlichen Kern zu sehen, sagt er: „nach diesen Beobachtungen können wir die betreffenden Gebilde (d. h. Sehzellen) nach dem neuen Stande der Zellenlehre nicht als einfache wahre Zellen ansprechen“. Einen Zusammenhang der Zellen mit dem Nerven leugnet er, während LEYDIG ihn nicht sicher behaupten wollte. Trotzdem er diesen Zusammenhang verneinte, machte RANKE kühne Annahmen über die Funktion des Auges. Er meinte, daß vom Auge des Blutegels nicht nur wahre Gegenstände wahrgenommen werden, sondern daß das Tier durch Vorwölbung und Abplattung der Oberfläche des Auges sowohl nähere als weit entfernte Gegenstände erkennen könne.

Im Jahre 1886 hat WHITMAN den richtigen Kern und damit den Zellcharakter dieser Körper, den RANKE in Zweifel gezogen hatte, festgestellt. Die Struktur der Zellen hat er folgendermaßen charakterisiert: „In one of these the ‚white corpuscle‘ appears in the form of three bubble-

like vesicles or vacuoles. In some cells I find as many as six of these spherical vacuoles, each bounded by a thin but distinct film. These spaces contain a watery fluid which does not stain in the least. The protoplasm of the cells is granular, and forms a peripheral layer, thickened on one side, as shown in LEYDIG's figures. In this thickened portion, which projects into the vacuolar space, may be seen a small oval area somewhat more darkly shaded. The outline of this area is not very sharp. Possibly it represents the terminal portion of a nerve, but I have obtained no evidence in support of this view. The small oval or elliptical nucleus is usually found at the base of the thickened portion of protoplasm.“ Über die Entstehung dieser „peculiar cells“ sagt er: „I have regarded them, as the morphological equivalent of the epidermal glands-cells and therefore as belonging primarily to the epidermis.“ Von der Funktion der Augen meint er, wie für die Sensillen, bewiesen zu haben, daß sie nicht als „organs of taste or smell“ funktionieren. — Später fügte BOURNE (1887) hinzu, daß diese Organe als richtige Augen funktionieren. Ein Jahr später publiziert APATHY (1888) seine Arbeit über die „Analyse der äusseren Körperform usw.“ und kommt über die Entstehung der Sehzellen zu ganz extremen Annahmen. Er meint (p. 181), daß „die grossen lichten Zellen im Grunde dieselben sind, wie die schleimhaltigen Polsterzellen des Körperparenchyms. Letztere kommen überall vor, und, die beiden Körperenden ausgenommen, überall in großer Menge: in den Augen haben sie zwar ihre Funktion gewechselt und dienen dem Gesichtssinn, aber mit den anderen Sinnesorganen haben sie gar nichts zu tun; die Nerven der Tastkegelchen der Lippen begleiten sie gewöhnlich nur aus dem einfachen Grunde nicht, weil sie in jener Körperregion überhaupt in viel geringerer Zahl vorhanden sind und auch anderswo nur zufällig in die Umgebung der die Kegelchen innervierenden Aeste gerathen, ohne eine besondere Absicht der Organisation“. Erst bei B. L. MAIER (1892) treffen wir eine einigermaßen ausführliche Beschreibung des Baues der einzelnen Sehzelle. Er schreibt: die „lichtpercipierende Zelle besteht 1) aus der Membran. 2) aus dem Zellkern, 3) aus dem Zellplasma, und 4) aus einer Kapsel, gebildet aus der mittleren Plasmalinie, der inneren Plasmazone und dem innersten Plasmanetz. Bei allen Formen, ausgenommen *Clepsine*, finden sich Einstülpungen des äusseren Zellplasmas in die Kapsel: die Knöpfe. Was also LEYDIG als Kern ansah, ist obige Einstülpung, und was CARRIÈRE als poröse Membran beschrieb, ist das äussere streifige Zellplasma, welches bei *Hirudo* relativ sehr dünn ist. Die Zellmembran ist überall sehr dünn und zeigt keine besondere Structur.“ Für jede Sehzelle konnte er einen ähnlichen Zusammenhang mit dem Nerven feststellen, wie ich ihn oben für die Sinneszelle der Sensille geschildert habe. Die bindegewebige Scheide des Nerven geht in die der Zelle über, wie er es auf fig. 6, tab. 37 abbildet.

In LEUCKART's Parasitenwerk (1894) finden wir Folgendes: Die Zurückführung der Sehzellen auf Epidermiszellen, die schon LEYDIG versucht hat, „scheint mir fraglich, wenn man nicht auf das primitive Ektoderm zurückgreifen will“.

Bei HESSE (1897) ist die Beschreibung des histologischen Baues der

Sehzelle wenig eingehend, und er konnte sogar das nicht bestätigen, was schon B. L. MAIER gesehen und beschrieben hat. Über die Entstehung der Sehzellen meint er: „Man darf also annehmen, daß sie aus indifferenten Epidermiszellen entstehen. Diese liegen vielleicht, wie B. L. MAIER in Erwägung zieht, in der Epidermis in Form gewisser ringförmiger Streifen angeordnet. Indem sie teilweise zu Zellen der Sinnesknospen, teils zu Sehzellen werden, kommt die segmentale Anordnung der Sinnesknospen einerseits und die Lage der Sehzellen an dem basalen Teile und dem Nerven der ersteren anderseits zustande. Auf diese Weise dürften sich alle Tatsachen in zwangloser Weise verknüpfen lassen.“

Der Letzte endlich, welcher sich mit dem Bau der Sehzellen beschäftigt hat, ist APATHY (1897, 1902). Er hat, wie es scheint, seine frühere Ansicht aufgegeben und spricht von zweierlei Sinneszellen, welche man bei Hirudineen unterscheiden kann. „Die erste Art hat ihren epithelialen Charakter verloren, hat sich vom Epithel [von der Epidermis] mehr oder weniger entfernt und ist meist kugelig“ (1897): solche Zellen sollen nie in der Epidermis oder in andern Epithelien vorkommen, ja nicht einmal in irgendeinem direkten Zusammenhange mit der Epidermis stehen (1902, p. 707). „Die andere Art ist Epithelzelle geblieben. Jene sind die Retinazellen oder subepidermalen Sinneszellen, welche auch ausserhalb des Auges zerstreut im subepidermalen Bindegewebe vorkommen; diese sind Tastzellen oder epidermale Sinneszellen.“ Wie er zu einer solchen Annahme kommen konnte, ist mir unklar geblieben, weil er kurze Zeit vorher (1897, p. 644) Folgendes schrieb: „Ob die im subepidermalen Bindegewebe der nicht Augen tragenden ersten Ringe zerstreut vorkommenden Retinazellen ähnlichen, vom Epithel getrennten Sinneszellen in funktionellem, also leitendem Zusammenhange mit den epithelialen Sinneszellen der dortigen oder anderswo befindlichen Tastkegeln stehen, konnte ich nicht nachweisen und finde einen funktionellen Zusammenhang der epidermalen Sinneszellen mit subepidermalen Sinneszellen bei Hirudineen überhaupt fraglich.“ Bei *Hirudo* besteht dieser Zusammenhang in nichts anderm „als in der Nähe von gewissen subepidermalen Sinneszellen, eventuell Gruppen von solchen, zu gewissen epidermalen Sinneszellen“. Zur weitem Kenntnis der Ansichten von APATHY ist sehr interessant zu hören, was er gegen CHUN auf dem Zoologenkongreß in Berlin (1902) über die Entstehung solcher Sehzellen geäußert hat: „Es liegt wohl nahe, die Lichtzellen phylogenetisch aus einer Gruppe miteinander verschmolzener epidermaler Sinneszellen herzuleiten, welche an ihrer Oberfläche, wo die Sinnesstiftchen hervorragen, eine grössere Menge stark brechender und weicher Cuticularsubstanz secernieren und anhäufen. Durch allmähliche Einsenkung der distalen Seite der Gruppe, in Verbindung mit dem Verlassen der Oberfläche der Epidermis, mag die secernierte Masse in die Tiefe gesunken und von den Stiftchen umwachsen worden sein. Die stark brechende Masse wäre demnach eine sehr wasserhaltige Cuticularsubstanz, die Konturen des Glaskörpers entsprechen der ursprünglichen distalen Endfläche der verschmolzenen Zellen.“ Dabei mußte er allerdings hinzufügen, daß in der Ontogenese nichts mehr von dieser höchst merkwürdigen Umwandlung der Sinneszellen zu sehen ist.

Was die Struktur solcher Zellen anbetrifft, so hat er sie noch weiter verfolgt als B. L. MAIER. Bei *Pseudobranchellion margo* hat er folgende Bestandteile der Sehzelle unterschieden: 1. den eigentlichen Zellkörper mit Somatoplasma, 2. Glaskörper und 3. Kern. Nach aussen vom Glaskörper befindet sich die Grenzschrift des Glaskörpers. Eine gesonderte Membran ist sie jedoch nicht, da ich nie den Inhalt des Glaskörpers von ihr zurückweichen, sie sich abheben sah. Ausserhalb dieser differenzierten Grenzschrift ist noch eine schmale, ziemlich homogene Zone sichtbar, begrenzt gegen das Somatoplasma von einer weniger scharfen äusseren Contourlinie; das ist ebenfalls kein bloss optisches Phänomen — kann indessen schon zum eigentlichen Somatoplasma gehören. Nach innen von der Grenzschrift des Glaskörpers liegen die Radiärzone, die Körnchenzone und die Schrumpfungzone. Im Inneren des Glaskörpers liegt ein ‚Innenkörper‘, welcher offenbar auch im Leben aus einer bedeutend festeren Substanz besteht, als die Körnchenzone.

Er sagt außerdem, daß zu jeder Sehzelle im Auge von *Pseudobranchellion* eine Primitivfibrille gehört. Die perifibrilläre Umhüllung verliert sich an der Oberfläche der Zelle, und die leitende Primitivfibrille tritt allein in sie ein.

Die Retinazelle von *Hirudo* unterscheidet sich nach ihm dadurch von der des *Pseudobranchellion*, daß der Glaskörper bedeutend mehr entwickelt ist und daß in ihn ein Vorsprung hineinragt. Die Radiärzone ist immer gut entwickelt, die Grenzschrift zeigt sich im Durchschnitt als eine von Punkten besetzte Linie; auf dem Vorsprung ist diese Linie nicht sichtbar. Die äussere Konturlinie des Außenhofes ist schärfer als bei *Pseudobranchellion*. Der Außenhof könnte bei *Hirudo* wegen seines feingekörnten Aussehens auch äussere Körnchenzone genannt werden; auf dem Vorsprung sind diese Unterschiede weiter nicht sichtbar, hier ist alles zusammengefloßen. Das Somatoplasma bildet außer im vorspringenden Hügel eine viel schmalere Zone als bei *Pseudobranchellion*; bei freiliegenden Zellen bildet es manchmal eine dünne Umhüllung. Der Kern der Sehzelle ist nicht größer als der der Sinneszellen und sieht einem solchen sehr ähnlich. Er liegt an der Basis des Vorsprungs, aber erstreckt sich nicht in ihn oder in das Lumen des Glaskörpers.

Ehe ich zu der Fibrillenfrage übergehe, möchte ich meine eignen Untersuchungen vorausschicken, die, wie mir scheint, ein wesentlich anderes Licht auf diese Frage werfen.

Eigne Untersuchungen.

Wir haben oben gesehen, wie sich die Sehzelle aus einer gewöhnlichen Sinneszelle entwickelt. Wenn sich diese Zelle von der Epidermis gesondert hat, schließt sich auch ihre bindegewebige Scheide. Schließlich findet sie sich auf einem Stadium, das ich im Schema Fig. 24 dargestellt habe. Es muß eine Form entstehen, bei welcher sich der Körper der Sinneszelle noch deutlich von der Binde-

gewebsscheide (*bsch*) unterscheiden läßt. Es wäre ein Zufall, wenn wir gerade auf einem solchen Stadium einen Kern in der Bindegewebsscheide angetroffen hätten, denn wie ich schon früher bemerkt habe, sind solche Bilder wie Fig. 10 recht selten. Jetzt fängt meiner Meinung nach diese Bindegewebsscheide an, mit dem Körper der Sinneszelle zu verwachsen. Aber hier und da sieht man noch einen Rest der frühern Grenze in Form einer schwachen Zone, deren äußere Partie sich wie typisches Bindegewebe färbt, die innere dagegen so wie die Sinneszelle (Fig. 19, 25, 26).

Der ursprüngliche Bindegewebskern tritt jetzt in das gemeinsame Protoplasma und kann möglicherweise später auch völlig resorbiert werden, weil der Kern der Sinneszelle seine Funktion mit übernimmt. Fig. 11, Taf. 14 stellt eine, schon gänzlich mit der Bindegewebshülle verschmolzene Zelle dar, die aber noch zwei Kerne aufweist; dieses Bild würde etwa dem Schema 26 entsprechen. Der kleinere Kern hat $3,8 \mu$ im längsten Durchmesser, ist also ebenso groß wie der Kern der Bindegewebsscheide einer gewöhnlichen Sinneszelle (Fig. 10 *kg. bsch*). Der große Kern der Zelle mißt $7,6 \mu$. Um uns diese Bilder noch deutlicher zu machen, wollen wir die Struktur der Sehzelle näher ansehen. Wenn wir die Wand der Sehzelle in der ersten Bildungsperiode (Fig. 23) betrachten, dann müßte sie so erscheinen, wie es Fig. 10 für die Sinneszelle darstellt, das heißt, nach innen von der Bindegewebsscheide müßte erst eine Protoplasmazone kommen, dann zwei Membranen, welche untereinander durch Wabenbrücken verbunden sind (Alveolarsaum), und endlich die „Stiftchenzone“ des sog. Glaskörpers und der Glaskörper selbst.

Im zweiten Stadium (Fig. 25), wo schon die Verwachsung angefangen hat, wird die Grenze zwischen der Bindegewebsscheide und dem eigentlichen Körper der Sinneszelle undeutlich; alles andere bleibt sich gleich. Einen derartigen Bau für einen Teil der Zelle habe ich tatsächlich beobachtet und in Fig. 19 dargestellt. Die Zellwand färbt sich zuerst mit BLOCHMANN'scher Lösung stark blau (*bsh*) und geht dann allmählich in die Farbe der Sinneszelle über. Ein Stadium weiter verschwindet auch der letzte Rest der Grenze (*ges*), und die Sinneszelle samt Bindegewebsscheide nimmt einen einheitlichen Charakter an.

Wären nicht zufällig zwei Kerne da, so könnte man nicht erkennen, daß die Zelle aus zwei Bestandteilen zusammengesetzt ist. Nehmen wir an, daß der geschilderte Prozeß weiterschreitet und dabei die Vacuole selbst wächst und dadurch der eigentliche Körper

der Sinneszelle in die Scheide ohne sichtbare Grenze aufgeht, dann bekommt man solche Bilder, wie ich eins auf Schema 27 dargestellt und auch am Präparat gesehen habe (Fig. 20, 21).

Hier folgen auf die typische Bindegewebsscheide sofort zwei Membranen, welche untereinander durch Wabenbrücken in Verbindung stehen (Alveolarsaum), dann die „Stiftchenzone“ (*szo*) und schließlich Glaskörper (*glk*). Der Abstand der Membranen voneinander beträgt $0,7\mu$. Die „Stiftchenzone“ an dieser Zelle ist 2μ hoch. Das ist schon ein sehr extremer Fall im Bau einer Sehzelle. Eine solche Zelle habe ich sehr gut studieren können, weil sie an einem Präparat ausgezeichnet zu sehen war. An wenigen Stellen konnte ich einige Reste des ursprünglichen Zellplasmas beobachten, welche als dünne Lage der äußersten Membran des Alveolarsaumes anlag. Die Nervenverbindung ging, wie ich gesehen zu haben meine, von dieser Stelle ab und trennte auf diese Weise die beiden Membranen noch schärfer voneinander (Fig. 21). Dieses Bild sowie Fig. 22 ließen vielleicht noch eine andere Erklärung der Sehzellenbildung zu. Die innere Membran (Fig. 19, 20 *im*), welcher die Stiftchenzone aufsitzt, könnte man eventuell als ein Produkt der Glaskörperbildung ansehen, die äußere dagegen als die Membran (*am*) der Sinneszelle selbst. Was weiter außen liegt, wäre die ursprüngliche Bindegewebsscheide, zu der der kleine Kern in Fig. 11 gehört. Die sich umhüllenden beiden Zellen wären überall voneinander getrennt bis auf die Basis des Vorsprungs, wo der Kern der Sehzelle gewöhnlich liegt und wo die Nervenfaser zutritt. An dieser Stelle ist die äußere Membran verschwunden, und beide Zellen sind miteinander verschmolzen (*vaz*¹). Für eine solche Deutung spricht auch die Zelle Fig. 22, wo dem Vorsprung (*v. az*¹) gegenüber eine andere Auswölbung liegt (*v. az*²), die weder Kern noch Nervenzutritt zeigt und beide Membranen (*am* und *im*) zeigt. An einer Stelle (Fig. 22 *ver*) scheint sich — vielleicht durch irgendeine Verletzung — die innere Zelle etwas von der Bindegewebsscheide abgetrennt zu haben. An den Zellen Fig. 20, 21 wäre die Bindegewebsscheide nicht glasig, wie bei den Zellen Fig. 9, 10 (*g. bsch*), sondern fibrillär wie auf Fig. 8 u. 7 (*b. sch*) und nicht inniger mit der Sinneszelle verwachsen.

Jedenfalls scheint aber aus dem Erörterten hervorzugehen, daß die Sehzelle ein zusammengesetztes Gebilde und ihre äußere Region bindegewebigen Ursprungs ist. Dies aber dürfte sehr wichtig für das Verständnis der Neurofibrillenfrage sein.

Die Entstehung des sog. Glaskörpers und der Stiftchenzone be-

darf noch einer Besprechung. Ursprünglich hatte das Plasma der Sinneszelle einen regelmäßig wabigen Bau; durch Bildung der Vacuole treten Differenzierungen auf. Die Waben am Rande der Vacuole werden bedeutend widerstandsfähiger als die zarten Waben des Glaskörpers. Die Zwischenräume der einzelnen Waben werden von einer stark lichtbrechenden Substanz ausgefüllt. Durch die Konservierung schrumpft der Glaskörper zusammen, und die zarten Waben reißen von den widerstandsfähigern des Randes ab, und auf solche Weise entsteht die „Stiftchenzone“ der Sehzelle. An manchen Präparaten, welche möglichst zart behandelt worden waren, blieb der Zusammenhang noch bestehen, wie es Fig. 11, 19 *szo* zeigen.

Der knopfartige Vorsprung dürfte nach meiner Meinung wohl die Bedeutung einer Vergrößerung der Reizfläche besitzen.

Neurofibrillen.

Wie ich schon oben erwähnte, liegen die sog. Neurofibrillen der Sinneszelle in deren oberflächlicher Zone, die wir als Produkt der Bindegewebsscheide deuten. Wenige Male zwar schien es, daß auch vereinzelte intracelluläre, wie es APATHY behauptet, Fibrillen auftreten, die nähere Untersuchung ergab aber, daß es sich auch hier um intercelluläre Fibrillen handelte. Mit dieser Beobachtung steht eine Tatsache im Einklang, welche APATHY selbst vielfach hervorhebt, nämlich das Austreten der Fibrille aus der Zelle in das interstitielle Bindegewebe. Die Fibrillen treten nicht nur aus den Sinneszellen (Sensillen) aus, sondern auch aus den Sehzellen und innervieren „Sinnespigmentzellen“ oder endigen frei unter der Cuticula. Manchmal stehen die Fibrillen benachbarter Sinneszellen in Verbindung untereinander oder innervieren Drüsenzellen, die Wand der Blutcapillaren, Muskelzellen usw.

Dies sind Vorgänge, die sich mit dem nervösen Charakter der Fibrillen, meiner Ansicht nach, nur sehr schwer vereinigen lassen. Eine Sinneszelle, deren reizleitendes Element (die Neurofibrille) sich im Pigment oder im skeletogenen Gewebe verliert, läßt sich schwerlich noch als Sinneszelle deuten. Dagegen läßt sich dieses Verhalten der Fibrillen ohne Zwang mit ihrer Natur als bindegewebige Elemente vereinigen. Wenn wir das Verhalten der beschriebenen Bindegewebsscheiden berücksichtigen, so wird die periphere oberflächliche Lage der Fibrillen nicht nur für die Sinneszellen, sondern auch für die Sehzellen, wie sie APATHY selbst beschreibt, sehr einleuchtend. Durch die Fibrillen wird entweder eine möglichst feste Verbindung

der Scheide mit den Sinneszellen erreicht, oder sie bilden eine Art Skeletgerüst, wie es um die Sehzellen der Fall ist. Manchmal hat APATHY solche Fibrillen auch in gewöhnlichen Epithelzellen gefunden, deren nicht nervöser Charakter sehr deutlich ausgeprägt war.

Als ich einen Nerven, der zu einem Augenbecher führte, welcher mittels der APATHY'schen Nachvergoldung tingiert war, untersuchte, traf ich eine kolossale Menge von Fibrillen. Die Zahl der Fibrillen war gewiß 1000mal größer als die Zahl der Sehzellen des Augenbechers. Sog. „motorische“ und „sensorische“ Fibrillen waren da. Ich kann jedoch diese APATHY'schen Benennungen und Deutungen nicht verwenden. Sensorische Fibrillen (oder Fasern) nenne ich die dickern mit einer gut ausgebildeten Scheide versehenen, die nichts anderes sind als die direkten Ausläufer der Sinneszellen, wogegen die feineren Fibrillen bindegewebiger Natur sind. In die Sinneszellen treten nur die feinen bindegewebigen Fibrillen ein. Die dickere Fibrille ist der nervöse Ausläufer der Zelle selbst, von dem APATHY nichts berichtet. Wenn wir der Ansicht beistimmen, zu welcher unsere Untersuchungen führten, so liegen, wie gesagt, die feinen Fibrillen der Sehzelle als ein Skeletgerüst in der Bindegewebsscheide. Nur da, wo die Verschmelzung der Bindegewebsscheide mit dem Plasma der eigentlichen Sehzelle stattgefunden hat, können Fibrillen gelegentlich in den eigentlichen Körper der Sehzelle eintreten. In den Glaskörper und die Stiftchenzone treten sie, wie auch APATHY selbst sagt, nie ein. Zu jeder Sehzelle gehört eine einzige dickere Nerven-fibrille oder Nervenfaser, die als Ausläufer der Sinneszelle entspringt und in eine Scheide eingeschlossen ist, die von der Bindegewebsscheide der Sinneszelle ausgeht.

Nach unserer Annahme dürfen die Fibrillen überall getroffen werden, wo irgendwelche besondere Differenzierungen der Elemente vorliegen und das Bindegewebe daran teilnimmt. Es ist klar, daß sie auch in der Umgebung der Sinneszellen vorkommen können, wie im Pigment oder im Augenbecher.

Damit schließe ich die Neurofibrillenfrage und gehe zu meinem letzten Kapitel, zur Entstehung der Augen, über.

Auge.

Literaturübersicht.

Schon LEYDIG (1861) vermutete, daß die Augen weiter entwickelte Sensillen seien. Die Blutegel „betasten“ nach ihm mit ihren Augen das Licht, ohne die Gegenstände selber unterscheiden zu können. RANKE (1874), obwohl er über den Ursprung der Augen nichts sagt, vermutete, daß sie außer als Sehorgane auch als Tast- oder Geschmacksorgane funktionieren. Im Jahre 1884 konstatierte dann WHITMAN, daß die Augen in den gleichen Längslinien stehen wie die Sensillen, und gründete hierauf die Homologie der Augen mit den Sensillen. Er beobachtete, daß das Pigment des 5. Augenpaares bedeutend geringer entwickelt ist als das der vordern.

Später (1888) behauptete APATHY, daß die Augen, mit denen die Hirudineen Licht, Farbe und wahrscheinlich auch die Form der Gegenstände wahrnehmen könnten, sich aus den Tastkegeln entwickelt haben. Die Ergebnisse dieser Arbeit hat er freilich 1902 widerrufen. Die Entwicklung der Augen aus den Tastkegeln stellt er sich folgenderweise vor: „dass von den, auf ein Somitdrüsen fallenden Tastkegeln einer oder zweier benachbarter Längslinien eines an Grösse und Pigmentierung die anderen allmählich übertraf, wobei letztere sich dementsprechend verkleinerten und bis auf heute zu Tage kaum noch nachzuweisende Reste geschwunden sind; so kann ein Auge das Äquivalent von acht Tastkegeln bilden, ohne deshalb aus Verschmelzung derselben entstanden zu sein.“ WHITMAN hat dann in einer Anzahl späterer Arbeiten zu beweisen versucht, daß seine Annahme über die Entstehung der Augen aus Sensillen zutrifft. Im Jahre 1889 schreibt er: „The development of the eyes in these cases (*Clepsine*), as will be shown in one of my papers, settles, beyond dispute, the fact, that the eyes are segmental in origin and strictly homologous with the segmental sense-organs.“ Oder „Both the eyes and the segmental sense-organs develop as local thickenings of the epidermis“.

Im Jahre 1892: „In no other species [er spricht wieder über *Clepsine*] hitherto described, do we find the sensillae passing by such gradations into the principal eyes. The serial homology of these organs neither the eyes is then a fact demonstrated not only by the embryological development, but also by the structural gradations exhibited in the adult animal.“

1892 beschäftigte sich B. L. MAIER mit dem Bau der Augen, und weil er weder die WHITMAN'sche noch die APATHY'sche Hypothese anerkennen wollte, stellte er eine eigene auf. Er meinte, daß die Augen der Hirudineen durch Ansammlung im Parenchym liegender, einzelner heller Zellen entstanden seien. „Die hellen Zellen wären wohl als von Ectoderm entstammte, umgewandelte Epidermiszellen zu denken.“

Dabei bemerkt er aber sofort, daß die definitive Deutung doch nur die Entwicklungsgeschichte liefern kann.

Das Auge von *Hirudo medicinalis* ist „wahrscheinlich durch Verschmelzung von zwei Augen, oder richtiger eines Auges und eines in der

Nähe des Auges gelegenen Zellhaufens entstanden“ (p. 575). Aus dieser kurzen Beschreibung seiner Ansichten geht wohl zur Genüge hervor, daß B. L. MAIER über die Entstehung der Augen keine „glaubhaftere Annahme“ gemacht hat als seine Vorgänger.

Einige Jahre später versuchte HESSE (1897) die Herkunft der Augen klarzulegen. Vor allen Dingen stimmt er MAIER darin bei, daß die Augen „durch Zusammentreten von vorher verstreuten Sehzellen“ gebildet werden. WHITMAN, welcher die Sensille mit Sehzellen als ein Übergangsstadium angesehen hatte, antwortet er: „Mit dieser Lagebeziehung ist durchaus nicht bewiesen, dass die Sehzellen sich aus Zellen der Sinnesknospen entwickelt haben.“ Und weil er bei *Clepsine* keine Sehzellen neben den Sensillen gefunden hat, meint er (HESSE), „die Sehzellen sind also unabhängig von den Sinnesknospen und können daher nicht von Zellen derselben abstammen“. MAIER's Ansicht scheint ihm richtiger zu sein als die WHITMAN's, schon deshalb, weil, wenn dieser Teil der Sinneszellen der Sensille sich in Sehzellen umgebildet hat, dann die Zahl der Sinneszellen in der Sensille, welche über dem Auge liegt, viel geringer sein müßte als in gewöhnlichen Sensillen, was er aber nicht finden konnte. — Mir scheint dies keine ganz einwandfreie Widerlegung zu sein. „Wie wir uns das Zusammenrücken der einzelnen Sinneszellen zum Auge vorzustellen haben, dafür bieten uns freilich die Verhältnisse bei den Hirudineen keinerlei Anhaltspunkte.“ HESSE stellt sich vor, daß ursprünglich zerstreute Sehzellen allmählich mit Hilfe der Nerven zu den Sinnesorganen hingezogen worden seien und sich auf solche Weise ein Auge gebildet habe.

Die APATHY'sche Ansicht über die Entstehung der Augen, welche er in seiner Arbeit „Über das leitende Element usw.“ (1897) ausspricht, ist folgende: „Es ist nicht richtig, epidermale Sinneszellen als integrierende Bestandteile des *Hirudo*-Auges zu betrachten; es liegt für die Annahme der physiologischen Zusammengehörigkeit einer bestimmten Gruppe von solchen mit der im Pigmentbecher steckenden Gruppe von Retinazellen kein wirklicher Grund vor.“ Weiter bemerkt er, „daß subepidermale Sinneszellen ebensowenig integrierende Bestandteile der Tastkegelchen sind, wie die epidermalen Sinneszellen solche des Auges der Hirudineen“.

Ich möchte noch hinzufügen, daß BLANCHARD, KOWALEVSKY und LIVANOW WHITMAN beistimmen. Der Letztere hält sogar die Sensille für ein einfaches Sehorgan.

Eigne Bemerkungen.

Wie wir gesehen haben, sind sehr viele Hypothesen aufgestellt worden, von denen aber keine einzige streng bewiesen ist. Selbst WHITMAN, der meiner Ansicht nach auf dem richtigen Wege war, hat seiner Meinung nicht genügende Geltung verschaffen können.

Wir haben schon gefunden, daß sich die Sehzellen in der Tat aus Sinnesepithelzellen entwickeln. Wenn sich dieser Prozeß der

Bildung der Sehzellen nur auf wenige Zellen beschränkt, dann entsteht eine gewöhnliche Sensille, an deren Grund 2—3 Sehzellen liegen (Fig. 30, 32, 17 *az*). Ich möchte hier sofort bemerken, daß der Unterschied, welchen LIVANOW zwischen „Sinnesorganen“ und „Sensillen“ aufstellt, ein ganz künstlicher ist und ich ihm nicht beipflichten kann, weil meiner Ansicht nach solche Sehzellen sich mitunter auch aus einer isolierten Sinneszelle entwickeln können, in welchem Falle diese Zelle ganz allein unter dem Epithel liegen würde. In Fig. 12, Taf. 14 haben wir eine Sensille kennen gelernt, die nur aus 5 Zellen zusammengesetzt ist und trotzdem eine Zelle aufweist, die im Begriff ist, sich zu einer Sehzelle umzubilden.

Lassen wir den Bildungsprozeß der Sehzellen aus Sinnesepithelzellen der Sensille weiter fortschreiten, dann kommen wir zu einem Organ, wie ich es im vordern Teile des *Hirudo*-Körpers gefunden habe. Es lagen hier am Grund der Sensille 15 Sehzellen, wobei bemerkenswert ist, daß die kleinsten Zellen der Oberfläche am nächsten liegen (Textfig. C).

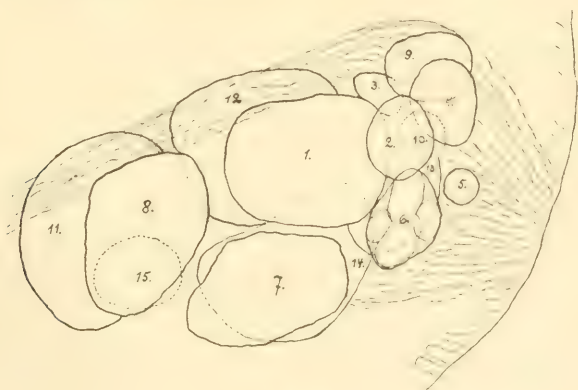


Fig. C.

Die Zellen 1, 7, 8, 11, 12 sind die größten und entwickelten, also die ältesten. Es fehlt hier allerdings noch eine Pigmenthülle zur Bildung eines vollständigen Auges. Ich bezweifle jedoch, daß der Mangel des Pigments einen wesentlichen Einfluß auf die Funktion eines solchen Organs als lichtempfindendes haben könnte.

Fig. 16, Taf. 15 zeigt einen Schnitt durch dieses Organ, durchschnitten sind die Zellen 8, 7, 1, 9 u. 6.

Wenn der Prozeß der Sehzellenbildung so weit fortgeschritten ist, daß sich alle Sinneszellen der Sensillen zu Sehzellen umgebildet

haben, dann entsteht ein Auge, über welchem keine Sensille mehr liegt, was man recht oft beobachten kann. Hört aber dieser Prozeß auf, bevor sich alle Zellen umgebildet haben, so kommt über das Auge eine Sensille zu liegen, was schon WHITMAN bei *Clepsine*, LEUCKART, MERYLL und HESSE für *Hirudo*, Letzterer auch für *Haementeria officinalis*, beobachtet haben. Auf meinen Präparaten von *Hirudo* habe ich oft Augen mit einer Sensille beobachtet. Die Gesetzmäßigkeit, welche HESSE in der Anordnung der Sehzellen des Auges festzustellen versuchte, ist meiner Meinung nach rein zufällig. Aus einer Sensille können nicht mehr Sehzellen entstehen, als sie Sinneszellen enthielt. Der Unterschied im Bau der Augen der verschiedenen Hirudineen-Arten muß auf die Verschiedenheit der Sensillen zurückgeführt werden, doch darf man nicht die Augen verschiedener Arten direkt miteinander vergleichen, wie es HESSE tut, ohne den Bau der Sensillen zu kennen. Der invertierte Charakter des Auges vieler Hirudineen ist meiner Ansicht nach nicht primitiver als der konvertierte. Ein Beweis dafür ist, daß die gewöhnlich konvertierten Augen von *Hirudo* auch invertiert auftreten können, was man nicht als atavistische Anomalie auffassen darf; es hängt dies vielmehr davon ab, wie der Nerv zu der Sensille gelangt, aus welcher das Auge sich entwickelt hat. Man findet nämlich oft Sensillen, zu welchen der Nerv nicht von innen, sondern seitlich zutritt. Stellen wir uns vor, daß sich aus einer solchen Sensille ein Auge entwickelt, so wird sich die Pigmenthülle unter den Sehzellen bilden, und der Nerv dringt von oben in den Pigmentbecher, ohne ihn zu durchbrechen, wie bei *Clepsine*. An meinen Präparaten habe ich wie MERYLL beobachtet, daß der Nerv den Pigmentbecher des *Hirudo*-Auges von der Seite durchbricht, wodurch also die tiefen Sehzellen des Auges invertiert werden, wie es HESSE für *Haementeria officinalis* festgestellt hat; ich möchte jedoch, wie gesagt, diese Augen ganz anders deuten als HESSE und kann sie deshalb nicht als Zwischenstufe zwischen den einfachen invertierten *Clepsine*-Augen und den nicht invertierten *Hirudo*-Augen betrachten.

Die Frage, welche HESSE an WHITMAN richtet, nämlich: woher stammen die zerstreut liegenden Sehzellen? bedarf einer Erörterung. Sie stammen vermutlich entweder von einzelnen epidermoidalen Sinneszellen oder von daneben liegenden Sensillen, wenn sie von dem Nervenast dieser innerviert werden. Ich muß jedoch bemerken, daß ich alleinliegende zerstreute Zellen bei *Hirudo* nie beobachtet habe, und LIVANOW'S Angaben stimmen damit überein. Dieser For-

scher will sogar die Angaben über das Vorkommen isolierter Sehzellen überhaupt für falsch erachten.

Weiter möchte ich hinzufügen, daß ich häufig Sehzellen beobachtete, im Auge sowohl als auch an Sensillen (Fig. 16, Zelle 6), die mehrere Glaskörpervacuolen enthielten. Ich halte es für möglich, daß auf diese Weise die reizbare Oberfläche der Sehzellen vergrößert wird. Die Vacuolen fließen nicht zusammen, wie es gewöhnlich angenommen wird, sondern bleiben durch Zwischenwände getrennt.

Ob sich die Sehzellen im Auge durch Teilung vermehren können, wie BEER (1901) meint, weiß ich nicht; Kernteilungsfiguren habe ich nie gesehen. Die Sehzellen sind nicht nur im untern Teile, wie HESSE meint, viel einfacher gebaut, sondern auch in der Peripherie des Bechers.

Schließlich möchte ich noch einige Worte über die Beobachtung von MERYLL sagen. Sie hat ein Auge von *Hirudo med.* beobachtet, über welchem eine Sensille lag, die durch Nervenfasern innerviert wurde, die den Pigmentbecher von unten durchbrachen, dabei z. T. die Sehzellen innervierten und z. T. zwischen diesen hindurch zur Sensille gingen. Nach meiner Ansicht über die Entstehung der Augen wäre diese Erscheinung wohl begreiflich; ich selbst habe freilich derartiges nie gesehen.

Funktion der Hautsinnesorgane.

Wenn wir uns jetzt nach der Funktion fragen, welche die Sensillen haben könnten, so können wir alle seitherigen Vermutungen mit demselben Recht verneinen und bejahen. Aus ihrem Bau geht wohl klar hervor, daß es sich nicht um Organe handelt, welche schon in ihrer Funktion spezialisiert sind, sondern um solche gemischter Natur. Jede Epithelsinneszelle mit ihrem Haar kann vielleicht ebensogut auf alle Reize reagieren wie das Protoplasma der Protozoen. Diese Zellen und daher das ganze Organ können also wohl auf mechanische Reize reagieren wie auf verschiedene chemische.

Die Umwandlungsfähigkeit in Sehzellen spricht noch weiter für den gemischten physiologischen Charakter dieser Organe.

Wenn ein solches Organ sich ausschließlich in der Richtung der Lichtperception entwickelt, so entstehen die Augen. Sitzt keine Sensille über dem Auge, so hat letztere sicherlich eine ausschließliche optische Funktion und RANKE Unrecht, ihnen noch außerdem Geschmack-

und Tastvermögen zuzuschreiben. Was die kleinen Sensillen anbelangt, so könnte aber LEYDIG Recht haben, daß die „Becherchen“ als Geruchorgane funktionieren.

Wenn wir an unsere eignen Empfindungen denken, dann verschwindet, wie RANKE ganz richtig bemerkt hat, die Grenze zwischen Tast- und Gehörsinn einerseits und zwischen Tast-, Geruch- und Temperatursinn andererseits. Deshalb schließe ich meine Arbeit mit den folgenden Worten: „Gleich wie die Tastempfindung die allgemeinste, gleichsam die unterste Sinnesempfindung ist, aus der sich durch vollkommenere Apparate die specifischen Sinne ergeben, so scheint bei den Blutegehn das Auge nur eine höhere Stufe in der Organisation eben dieser Tastorgane vorzustellen.“¹⁾

Am Schlusse dieser Untersuchungen sei es mir gestattet, meinem hochgeschätzten Lehrer Herrn Prof. BÜTSCHLI für seine ständige Unterstützung und manchen wertvollen Rat verbindlichst zu danken.

Heidelberg, Juli 1909.

1) LEYDIG, 1861, p. 603.

Literaturverzeichnis.

Mit * versehene Arbeiten konnte ich nicht erhalten. Dazu siehe noch Literaturangaben in meiner Arbeit über „Die Körperwand von *Hirudo med.* usw.“ in: Zool. Jahrb., Vol. 29, Anat.

1902. APATHY, ST., Die drei verschiedenen Formen von Lichtzellen bei Hirudineen, in: Verh. 5. internat. Zool.-Kongr. (Berlin).
1899. —, WHITMAN, sein Schüler BRISTOL und die Metamerie der Hirudineen, in: Zool. Anz., Vol. 22.
1904. AZOULAY, L., Les neurofibrilles dans les cellules nerveuses situées autour du tube digestif de la sangsue, in: CR. Soc. Biol. (Paris), Vol. 56.
1887. BOURNE, A. G., Sense of taste or smell in leeches, in: Nature, Vol. 36.
1896. BRAUN, MAX, Vermes, in: BRONN, Klass. Ordn. Tierreich.
1898. BRISTOL, CH., The metamerism of Nephelis, in: Journ. Morphol., Vol. 15.
1885. CARRIERE, J., Die Sehorgane der Thiere, München.
- *1900. CASTLE, W., The metamerism of the Hirudinea, in: Proc. Amer. Acad. Arts Sc., Vol. 5.
- *1857. ÉBRARD, Nouvelle monographie des sangsues medicinales, Paris.
- *1854. FERMONT, Monographie des sangsues medicinales, Paris.
- *1898. GIBBS, HENRY, Notes on Pontobdella muricata, in: Journ. mar. biol. Assoc. (N. S.), Vol. 5.
1909. HACHLOV, L., Die Körperwand von *Hirudo medicinalis*, nebst einigen Bemerkungen über die BAYER'schen Organe von *Clepsine sexoculata*, in: Zool. Jahrb., Vol. 29, Anat.
1900. HAVET, J., Structure du système nerveux des Annélides. Méthode de GOLGI, in: Cellule, Vol. 17.
1875. HERMAN, E., Das Centralnervensystem von *Hirudo medicinalis*, München.

1897. HESSE, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. III. Hirudineen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 62.
1880. HOFFMANN, C. K., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Hirudineen, Haarlem.
1904. HOLMGREN, E., Über die Trophospongien der Nervenzellen, in: Anat. Anz., Vol. 24.
1887. KENNEL, J., Über einige Landblutegel des tropischen Amerika, in: Zool. Jahrb., Vol. 2.
1850. LEYDIG, F., Über die Haut einiger Süßwasserfische, in: Z. wiss. Zool., Vol. 3.
1861. —, Die Augen und neue Sinnesorgane der Egel, in: Arch. Anat. Physiol.
1864. —, Tafeln zur vergl. Anatomie, tab. 2—3.
1892. MAIER, B. L., Beiträge zur Kenntniss des Hirudineenauges, in: Zool. Jahrb., Vol. 5, Anat.
1894. MERYLL, HARRIET BELL, Preliminary note on the eye of the leech, in: Zool. Anz., Jg. 17.
1896. NAGEL, W., Der Lichtsinn augenloser Thiere, Jena.
1903. PRENTISS, Über die Fibrillengitter in dem Neuropil von Hirudo und Astacus und ihre Beziehung zu den sog. Neuronen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 62.
- *1906. RABLIZZI, R., Sull' alcune variazioni delle neurofibrille nella Hirudo medicinalis, in: Riv. Pat. Nerv. mentos. Firenze, Vol. 11.
1874. RANKE, J., Beiträge zu der Lehre von den Übergangssinnesorganen usw., in: Z. wiss. Zool., Vol. 25.
1898. RETZIUS, G., Zur Kenntniss des sensiblen Nervensystems der Hirudineen, in: Biol. Untersuchung. (N. F.), Vol. 8. Ausz. von BÜRGER, in: Zool. Ctrbl., Jg. 6.
1892. ROHDE, E., Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Hirudinea, in: Zool. Beiträge (SCHNEIDER), Vol. 3.
- *1806. THOMAS, P., Mémoires pour servir à l'histoire naturelle des sangsues, Paris.
1841. WAGNER, R., Icones zootomicae, tab. 27.
1827. WEBER, E. H., Über Augen beim Blutegel, in: Arch. Anat. Physiol. und in: Isis (OKEN).
1884. WHITMAN, C. O., The segmental sense organs of the leech, in: Amer. Naturalist, Vol. 18, Nov.
1885. —, The external morphology of the leech, in: Proc. Amer. Acad. Arts Sc., Vol. 20.
1886. —, The leeches of Japan, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 26.

1889. WHITMAN, C. O., Some new facts about the Hirudinea, in: Journ. Morphol., Vol. 2.
 1890. —, Descript. of Clepsine Plana, ibid., Vol. 4.
 1892. —, The metamerism of Clepsine, in: Festschr. LEUCKART.
 1899. —, APÁTHY's grief and consolation (Nephelis), in: Zool. Anz., Vol. 22.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren, für die nichts Besonderes bemerkt ist, beziehen sich auf
Hirudo medicinalis.

- am* äußere Membran in der Sehzelle
a. b. sch äußerste Bindegewebsschicht der Sehzelle
a. rr' Abzweigung vom Ringelringmuskel
az Sehzelle
b Blutcapillare
bf Bindegewebsfaser
bs Bindesubstanz
b. sch Bindegewebsscheide von Sinneszelle und Nervenfasern
cu Cuticula
cp cuticulaausscheidendes Plasma
d einzellige Hautdrüse
dep Deckplatte, d. h. äußerster Teil der Epidermiszellen
do Drüsenöffnung in der Cuticula
dsz Distalende der Sinneszelle (Sensille)
dv Dorsoventralmuskeln
dm Diagonalmuskelschicht
e Epithelzelle
f Fibrille auf der Grenze der Deckplatte der Epithelzellen
g. b. sch glasige Bindegewebsscheide der Sehzellen
gl. k sogenannter Glaskörper der Sehzelle
g. sch sogenannte Gewölbescheibe in der Sensillenzelle
g. s. z Grenze der Sinneszellen der Sensillen
g. v. s Grenze der Verwachsung von Sehzelle und ihrer Bindegewebsscheide
gre Gruppe von Epidermiszellen
gr. s. z Gruppe von Sinneszellen der Sensillen
gt Anführgang der tiefen Hautdrüsenzellen
gz Grenze der Epidermiszellen
im innere Membran in der Sehzelle

- k* Kern
k. b. sch Kern der Bindegewebsscheide
k. g. b. sch Kern der glasigen Bindegewebsscheide der Sinneszelle oder der Sehzelle
km Kern der Muskelzellen
ksx Kern der Sinneszellen der Sensillen
lm Längsmuskelschicht
lr¹ Längsmuskel der Körperringel (1., 2., 3. System)
ms Muskulatur der Sensille
n Nerv
n. a. s Nervenfortsatz der Sinneszelle
n. b. sch Bindegewebsscheide des Nerven
n. f sog. „Neurofibrille“
od oberflächliche Hautdrüsenzelle
p Pigmentzelle
p. sch Sinnesplasma der Sensillenzelle fadenartig geschrumpft
rk radiäre Blutcapillare
rm oberflächlichste Ringmuskulatur der Körperwand
rr¹ u. *rr²* Ringmuskeln der Körperringel
sa Ausläufer des Sinnesplasmas der Sensillenzelle
sf Sinneshaar der Sensillenzelle
sk Kanälchen in der Deckplatte für den Durchtritt der Sinneshaare
sp inneres Plasma (sogenanntes Sinnesplasma) der Sensillenzelle
sz Sinneszelle der Sensille
szo „Stiftchenzone“ der Sehzelle
vj vacuoläre Anlage des sogenannten Glaskörpers der Sehzellen
v. a. z innerer Vorsprung der Sehzelle
v. st Verwachsungsstelle der Bindegewebsscheide und Sehzelle
ver Verletzung
v. sch Verwachsungsschicht
w Wabenwände
wz Zellwände der Sinneszelle
x Endigungsstelle der Bindegewebsscheide
z gestreifte oder äußerste Zone der Epidermiszellen

Alle Figuren wurden mit dem ABBE'schen Zeichenapparat in der Höhe des Objekttisches entworfen.

Tafel 13.

Fig. 1. Die Distalenden (*d. s. z*) durch Sinneszellen aus einer Rückensensille. Großes Exemplar. Direkt unter der Cuticula (*cu*) liegt die Deckplatte ($3,8\ \mu$) der Zellen (*dep*). In dessen Mitte sieht man einen nach außen verlaufenden feinen Kanal (*sk*), durch welchen das Sinneshaar (*sf*) tritt. An der Basis des Sinneshaares liegt eine ein Gewölbe bildende Verdichtung (*g. sch*), welche sich dunkel färbt ($1\ \mu$). Von dieser Verdickung aus zieht sich verdicktes Protoplasma längs der Zellwand nach unten (*wz*) und verwächst mit der Bindegewebsscheide (*b. sch*). Der äußere Teil der Zelle (*dep*) wird von Cuticula ansscheidendem Plasma gebildet (*cp*). Das

Innere der Zelle besteht aus lockerm sogenannten Sinnesplasma (*sp*). Zur Wand der Zelle ($3\ \mu$) gehört noch die damit verwachsene Bindegewebs-scheide (*b. sch*), welche an der Stelle *x* endigt, wo sie sich schwärzer tingiert. Das Sinnesplasma ist in den beiden rechts liegenden Zellen zu einem Faden (*p. sch*) zusammengeshrumpft ($1\ \mu$), von welchem sich feine Ausläufer (*sa*) bis zur Zellwand erstrecken. Zwischen den einzelnen Zellen liegen noch pinselartige Durchschnitte durch die umgebildeten Grenz fibrillen (*f*). (Subl.-Alk., Boraxk., BLOCHMANN.) 2 mm, Ok. 18. 2250 : 1.

Fig. 2. Flächenschnitt durch einige Zellen einer Sensille eines großen Tieres. Die Umrisse der Deckplatten ($3,8\ \mu$) sind polygonal (*g. s. z*). Etwas tiefer sieht man zunächst die Umrisse der Zellen in der Höhe der Gewölbescheide, darauf die Gewölbescheide (*g. sch*) selbst ($1\ \mu$) und im Zentrum das Sinneshaar (*sk*, *sf*). Auch eine Drüsenöffnung (*do*) liegt vor. (Subl.-Alk., Hämatein n. APATHY, Erythrosin.) 2 mm, Ok. 18. 2250 : 1.

Fig. 3. Ein Querschnitt durch dieselbe Sensille direkt unter den Deckplatten. Die Kreisehen stellen den Durchschnitt durch die Zellwand dar, die mit der Bindegewebs-scheide verwachsen ist (*w. + b. sch*) und in der die sogenannten „Neurofibrillen“ (*nf*) verlaufen. Sogenanntes Sinnes-plasma (*sp*). Zwischen den einzelnen Sinneszellen verlaufen die Durch-schnitte durch die umgebildeten Grenz fibrillen (*f*). (Alk., Ammon.-Karmin. BLOCHMANN.) 2 mm, Ok. 18. 2250 : 1.

Fig. 4. Querschnitt noch etwas tiefer als der vorhergehende. (Subl.-Alk., Hämatein n. APATHY, Erythrosin.) 2 mm, Ok. 18. 2250 : 1.

Fig. 5. Ein Querschnitt durch die distalen Enden der Sinneszellen (*d. s. z*) der Sensille. Großes Exemplar. Dieser Schnitt ist etwas tiefer geführt als der vorhergehende ($4\ \mu$). Um jede Sinneszelle (*s*) mit ihrem Plasma (*sp*) liegt eine Bindegewebs-scheide (*b. sch*). Pigmentzellen (*p*) kommen auch zwischen den Zellen vor. (Alk., Ammon.-Karmin, BLOCH-MANN.) 2 mm, Ok. 18. 2250 : 1.

Fig. 6. Ein noch tieferer Querschnitt durch eine Sensille eines großen Tieres. Außer Querschnitten von Sinneszellen, wie die vorige Figur zeigte, tritt schon ein Durchschnitt durch die Kernregion einer ($7\ \mu$ u. $4\ \mu$) Sinneszelle (*k. s. z*) auf. Bindegewebs-scheiden deutlicher ausgebildet (*b. sch*). Bindegewebsfasern (*bf*) verlaufen zwischen den Zellen. (Alkohol, Ammon.-Karmin, BLOCHMANN.) 2250 : 1.

Tafel 14.

Fig. 7. Noch tieferer Querschnitt durch die Sensille als der vorige (Fig. 6). Zu den vorigen Elementen kommt noch der Nervenausläufer einer Sinneszelle (*n. a. s*) mit seiner Bindegewebs-scheide (*b. sch*). Durch-schnitte durch die Kernregion (*k. s. z*) der Sinneszelle und durch die distalen Fortsätze der tiefer liegenden Sinneszellen (*d. s. z*). (Behandlung wie bei Fig. 6.) 2250 : 1.

Fig. 8. Der auf Fig. 7 folgende Schnitt. Dieselben Zellen sind getroffen. Die Nerven-faser (*n*) ist die direkte Fortsetzung der Sinneszelle 1.

Die Durchschnitte durch die distalen Enden (*d. s. z.*) (Zellen 2, 3, 4) und durch die Kernregion (*k. s. z.*) der Sinneszellen (5 und 6). In diesem Abschnitt sieht man scharf ausgeprägte Wabenstrukturen. Bindegewebsscheide und andere Elemente sind da. (Behandlung wie bei Fig. 6.) 2250 : 1.

Fig. 9. Eine Gruppe von Sinneszellen aus der tiefsten Region der Sensille. Großes Exemplar. Um jede Sinneszelle findet sich eine hyaline dicke Bindegewebsscheide (*g. b. sch.*). 2 Drüsengänge (*gt*) liegen der Gruppe an. Die ganze Gruppe ist noch von einer feinen Bindegewebsscheide (*b. sch.*) umspinnen. (Subl.-Alk., Boraxk., BLOCHMANN.) 2 mm, Ok. 12. 1500 : 1.

Fig. 10. Querschnitt durch die tiefste Region einer Sinneszelle (13 μ). Hyaline Bindegewebsscheide (*g. b. sch.*) mit einem Kern (3,8 μ) (*k*) geht in die Bindegewebshülle des Nervenausläufers (*nas*; *n. b. sch.*) über. Sehr scharf ausgeprägte wabige Struktur der Sinneszelle. (Subl.-Alk., Boraxk., BLOCHMANN.) 2 mm, Ok. 18. 2250 : 1.

Fig. 11. Eine typisch ausgebildete Sehzelle der Sensille (30 μ). Gewöhnliches Exemplar. Außen wird diese Sehzelle von einer feinen Bindegewebsschicht umhüllt (*a. b. sch.*), welche allmählich in die nach innen liegende Schicht der Sehzelle (*v. sch.*) übergeht, welche wahrscheinlich durch Verwachsung der Bindegewebsscheide (*g. b. sch.*) mit dem Plasma der Sinneszelle (*s. z.*) entstanden ist. In dieser Schicht liegt der Kern (3,8 μ) der Bindegewebsscheide (*k*) und der Kern der Sehzelle (*k. s. z.*) (7,8 μ). Auf diese Schicht folgt nach innen zuerst die sogenannte äußere Membran (*a. m.*), welche bloß bis zum knopfartigen Vorsprung (*v. a. z.*) geht und dort verschwindet, dann die innere Membran (*im*), welche kontinuierlich den Glaskörper begrenzt. Weiter nach innen folgt die „Stiftchenzone“ (*s. z. o.*) und der sogenannte Glaskörper selbst (*gl. k.*). Nach einer zweiten Möglichkeit würde die Verwachsungsschicht (*v. sch.*) nur der hyalinen Bindegewebsscheide (*g. b. sch.*) mit ihrem Kern (*k*) entsprechen. Alles, was von der äußeren Membran (*am*) erschlossen wird, gehörte zu den eigentlichen Sinneszellen. Die äußere Membran (*am*) wäre demnach die Membran der Sinneszelle und die Verwachsung wäre bloß am Grunde des Vorsprungs eingetreten, weshalb die äußere Membran (*am*) an dieser Stelle verschwunden ist. Die Nervenfasern (*n*) tritt an dieser Stelle ein (Subl.-Alk., Boraxk.) 2 mm, Ok. 6. 750 : 1.

Fig. 12. Eine kleine Sensille von der Seite eines jungen *Hirudo*. Das ganze Organ besteht nur aus 5 Sinneszellen (*s. z.*). Die rechts liegende Zelle, deren Vacuole (*v. g.*) sehr deutlich hervortritt, in der Umbildung zur Sehzelle begriffen. Nerv (*n*), Drüsengang (*gt*), dorsoventrale (*d. v.*), Ring- (*rm*) und Ringellängsmuskeln (*lr*¹). (Alk. 95°, Eisenhämat., Erythrosin.) 2 mm, Ok. 6. 750 : 1.

Fig. 13. Eine Sensille vom Rücken eines jungen *Hirudo*. Der allmähliche Übergang der gewöhnlichen Epidermiszellen (*e*) zu Sinneszellen (*s. z.*) ist deutlich. Die Kernlinie bildet einen Bogen. Typisch spindelförmige Sinneszellen liegen in der Tiefe. Außerdem noch Drüsengänge (*gt*) und

Muskelfasern (br^1) zu sehen. (Alk. 95⁰, Eisenhämat., BLOCHMANN.) 2 mm, Ok. 6. 750 : 1.

Fig. 14. Schema zur Veranschaulichung des Baues der Sinneszellen. Siehe S. 274.

Fig. 15. Eine Sinneszelle in der Umbildung zur Sehzelle begriffen; aus einer Sensille von der Bauchseite eines jungen *Hirudo*. Vacuoläre Anlage des Glaskörpers ($v. g$). An der Seite der Vacuole liegt der Kern (k). (Alk. 95⁰, Eisenhämat., BLOCHMANN.) 1500 : 1.

Tafel 15.

Fig. 16. Eine Sensille aus der vordern Körperregion von *Hirudo* (erwachsen). Ein Übergangszustand zu den eigentlichen Augen; das ganze Organ gibt die Textfig. C wieder. An diesem Schnitt sieht man nur 5 Sehzellen (as) mit ihren Vorsprüngen ($v. a. z$). Die Sensille ist gut entwickelt. Sogenannte „Neurofibrillen“ (nf), d. h. bindegewebige Fibrillen, sieht man sehr deutlich. Durchschnitte durch die Ringmuskeln (rm), dorso-ventrale Muskelfasern ($d. v$). (Subl.-Alk. und Nachvergoldung n. APATHY.) Obj. 7a, Ok. 3, LEITZ. 450 : 1. Die Strukturen bei 1500 : 1 gezeichnet.

Fig. 17. Eine Sensille von der Körperseite eines jungen *Hirudo*. Unter der überall gleichdicken Cuticula (cu) liegen gewöhnliche Epithelzellen (e) und Sinneszellen ($s. z$), zwischen ihnen eine Sinneszelle, die im Begriff ist, sich zu einer Sehzelle umzubilden ($u. s. z$). Die Kerne der meisten Sinnesepithelzellen bilden einen Bogen, welcher in die Kernlinie der gewöhnlichen Epithelzellen übergeht. Zutretender Nerv (n). Ringmuskelfasern (rm) und 2 Muskelfasern der beiden Ringringelmuskelschichten (rr^1 u. rr^2), dorsoventrale Fasern ($d. v$), eine Abzweigung von den obern Ringringelmuskelfasern ($u. rr^1$), einige Fasern der Ringellängsmuskelschicht (lr^1 u. lr^2) im Querschnitt und Muskulatur der Sensille, bestehend aus 3 Zellen ($m. s$). Das ganze Organ ist von Bindegewebe umspunnen ($b. s$ u. $b. f$). (Alk. 95⁰, Eisenhämat., Erythrosin.) 2 mm, Ok. 6. 750 : 1.

Fig. 18. Eine noch nicht vollständig ausgebildete Sehzelle eines jungen *Hirudo*. Die Struktur wegen ungenügender Konservierung nicht sichtbar. Vorsprung der Sehzelle ($v. a. z$) noch im Anfang der Entwicklung begriffen. Kern ($k. s$) liegt an der Seite des Nervenzutritts. Im Nerven sieht man eine Fibrille (nas). (Alk. 95⁰, Eisenhämat., BLOCHMANN.) 750 : 1.

Fig. 19. Bau der Wand einer Sehzelle. Entspricht dem Schema 25. Nach der ersten Deutung (untere Bezeichnung der Figur) von außen nach innen: bindegewebige Scheide ($b. sch$), dann Verwachsungsschicht ($v. sch$) mit dem Rest der frühern Grenze ($g. v. s$), äußere (am) und innere (im) Membran, Stiftchenzone (sto) und Glaskörper ($gl. k$). Nach der zweiten Theorie (obere Bezeichnung): außen an der äußern Membran (am) liegt die glasige Bindegewebsscheide ($g. b. sch$); nach innen die Sinneszelle mit Differenzierungen. (Subl.-Alk., Boraxk.) 2250 : 1.

Fig. 20. Der Bau der Wand einer andern Sehzelle. Entspricht dem Schema 27. Bindegewebs scheide (*b. sch*), äußere (*am*) und innere (*im*) Membran, Stiftchenzone (*sxo*). (Subl.-Alk., Boraxk.) 2 mm, Ok. 18. 2250:1.

Fig. 21. Bezeichnungen wie bei Fig. 20. Stelle des Nervenzutritts der in Fig. 20 abgebildeten Wand der Sehzelle. (Behandlung wie bei Fig. 20.)

Fig. 22. Eine Sehzelle. Alle Bezeichnungen wie in Fig. 11. Nur ist zu beachten, daß dem Vorsprung auf der Seite des Nervenzutritts, wo die äußere Membran (*am*) geschwunden ist, ein zweiter Vorsprung (*v. a. 2*) gegenüberliegt, welchen die äußere Membran (*am*) kontinuierlich anzieht. Durch eine Verletzung ist die innere oder Sinneszelle (*sz*) an einer Stelle (*ver*) von der Bindegewebs scheide (*b. sch*) isoliert. Nach der zweiten Deutung. (Dieselbe Behandlung wie bei Fig. 11.) 750:1.

Fig. 23, 24, 25, 26, 27. Schemata zur Veranschaulichung der Entwicklung der Sehzellen aus Sinnesepithelzellen nach der ersten Deutung. S. Näheres im Text S. 283.

Tafel 16.

Fig. 28, 29, 30, 32, 33 wurden mit ZEISS Apochrom. 3 mm und Ok. 6 aufgenommen; Fig. 31 LEITZ Obj. 3, Ok. 5.

Fig. 28. Einer von den äußern Schnitten durch die Sensille von *Hirudo*. Entspricht den Figg. 3, 4, Taf. 15. Großes Expl. Erklärung S. 271, 277. (Alk., Ammon.-Karmin, BLOCHMANN.)

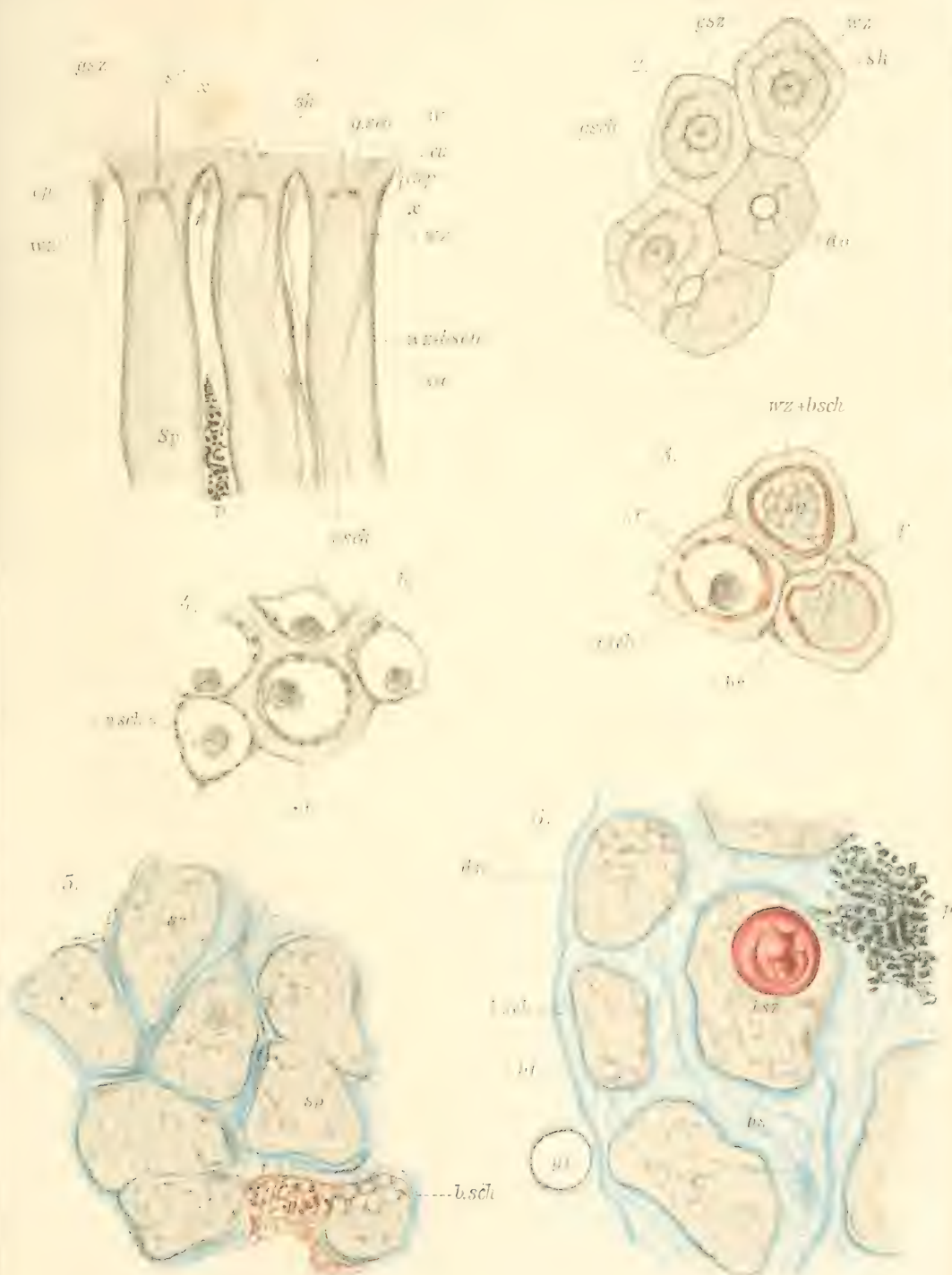
Fig. 29. Mittlerer Schnitt durch dieselbe Sensille von *Hirudo*. Deutliche Abgrenzung des Sinnesorgans von den benachbarten Epithel-sinneszellen. Bindegewebsfasern (*bf*), Epithel- (*gr. e*) und Sinneszellen-gruppen (*gr. s. 2*) deutlich zu sehen. Erklärung S. 276. (Subl.-Alk., Boraxk., BLOCHMANN.) Großes Individuum.

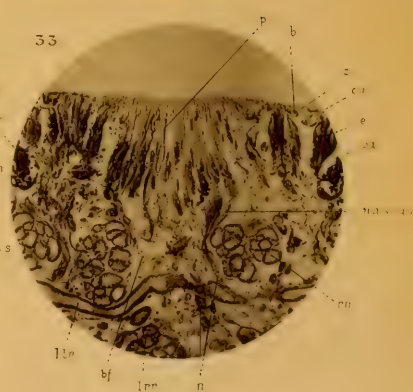
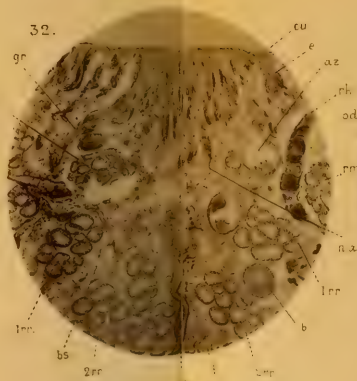
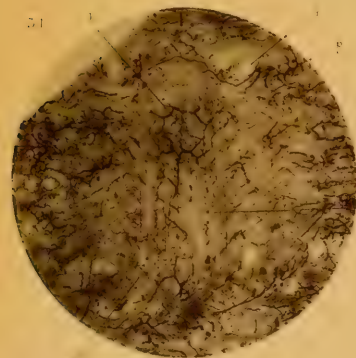
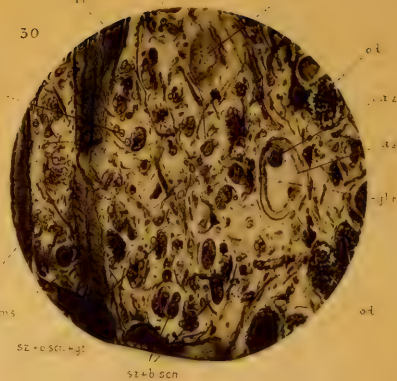
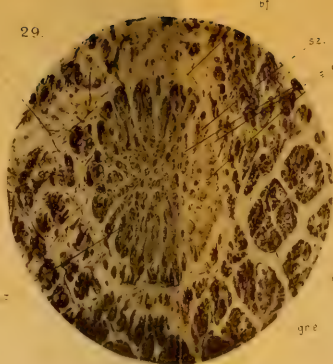
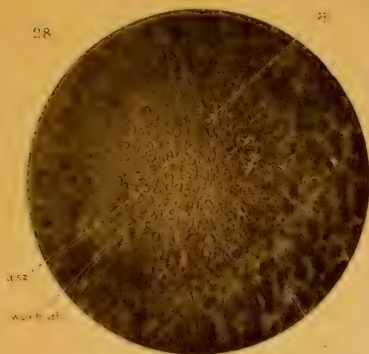
Fig. 30. Tiefster Schnitt durch die Sensille von *Hirudo*. Großes Expl. — Außer dem Durchschnitt durch 2 Sehzellen sieht man noch Sinneszellen und anderes. Siehe Erklärung der Buchstaben und S. 276. (Behandlung wie bei Fig. 29.)

Fig. 31. Siehe meine Arbeit „Körperwand von *Hirudo* usw.“ (in: Zool. Jahrb., Vol. 29, Anat.), p. 467 (Injektion Berlinerblau, Alk., Säurefuchsin.)

Fig. 32. Sagittalschnitt durch eine Sensille. Man sieht die allgemeine Lage, Gruppierung der Sinneszellen, Innervierung der Sinneszellen, Sehzellen, Muskulatur und Nervendurchschnitte. (Subl.-Alk., Boraxk., BLOCHMANN.) Großes Expl.

Fig. 33. Sagittalschnitt durch eine Sensille zur Veranschaulichung des Nervenzutritts, der Muskulatur usw. (Subl.-Alk., Eisenhämat., BLOCHMANN.)





Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die Eibildung der Dytisciden.

Von

Thomas Günthert in Rostock.

Mit Tafel 17—23 und 2 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

I. Entstehung der Ei- und Nährzellen bei Dytisciden.

Einleitung: Historischer Rückblick.

Vorbemerkungen über Material, Konservierung und Färbemethoden.

A. Allgemeine Morphologie des Dytiscidenovariums.

a) Der Endfaden.

b) Die Endkammer.

c) Multiplikationsteilungen der Oogonien und die Entstehung des Spindelrestes.

B. Differenzierung der Eizelle und der Nährzellen.

a) Differenzierung der chromatischen Elemente im Oogonienkern:
Dytiscus — *Colymbetes*.

b) Differentialmitosen.

C. Die Rosette.

D. Pathologische Prozesse in der Endkammer und ihre Beziehungen zur ältern Literatur.

E. Bemerkungen zur Literatur.

II. Die secretorische Funktion der Nährzellen.

Einleitung: Die Eiröhre.

A. Tetraden.

B. Chromidien.

C. Beziehungen zwischen Eizelle und Nährzellen.

Anhang.

I. Entstehung der Ei- und Nährzellen bei Dytisciden.

Über die Entstehung der Eizelle und der Nährzelle bei den Insecten finden wir in der Literatur die denkbar verschiedensten Meinungen vertreten. Die Ansichten der Forscher gehen derart auseinander, daß es angebracht erscheint, zuvor einen kurzen historischen Rückblick auf die einschlägigen frühern Untersuchungen zu werfen. Bevor ich daher auf die Oogenese bei den Dytisciden eingehe, sei mir ein Streifzug durch die zahlreiche Literatur über die Bildung der verschiedenen Elemente des Insectenovariums gestattet.

Zu weit würde es jedoch führen, mich hier mit sämtlichen Autoren zu befassen, die sich einmal mit dieser Frage beschäftigt haben, zumal auch in der umfassenden Arbeit KORSCHOLT's: „Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insectenovariums“ (1886) die bis dahin bekannte Literatur angeführt ist. Ich beschränke mich daher im Folgenden darauf, die Resultate der ältern Arbeiten kurz zu rekapitulieren und, soweit sie für unser Thema wichtig sind, entsprechend hervorzuheben.

KORSCHOLT (32) selbst und fast alle Forscher vor ihm, darunter: WEISMANN (55), STEIN (53), LUBBOCK (38), CLAUS (11), LEUCKART (37), LUDWIG (39), BESSELS (1), BRANDT (7), TICHOMIROFF (54), PALMÉN (49), SCHNEIDER (51) etc. behaupten, daß die 3 Elemente der Ovarialtube bei den Insecten, nämlich die Eizellen, die Nährzellen und die Follikelepithelzellen entstehen, indem sich einige indifferente Zellen, die größtenteils in der vordern Portion der Endkammer liegen, nach verschiedenen Richtungen differenzieren, so daß bald die eine, bald die andere Art der 3 Zellelemente daraus entstehen könne. Einige Forscher verlegen sogar den Sitz dieser indifferenten Elemente in den Endfaden. Diese alte Auffassung wurde auch von den meisten folgenden Autoren mehr oder weniger akzeptiert [LEYDIG (40), LÉCAILLON (36), GROSS (17) und PAULCKE (44)].

Eine andere Ansicht bezüglich der Entstehung der 3 Zellelemente der Eiröhre vertreten: MEYER (43), WILL (57), SABATIER (50), PÉREZ (45), HENKING (23), DE BRUYNE (9) und HAECKER (19). Wenn auch alle noch den gemeinsamen Ursprung aus einem indifferenten Element, der Urgeschlechtszelle (Ooblast, Primordialei) bestätigen, so weichen sie doch sämtlich, was den eigentlichen Differentialvorgang betrifft, voneinander ab. Es handelt

sich bald um Endogenie mit oder ohne Zerstörung der Mutterzelle, bald um Knospung, bald um Amitosen, bald um mitotische Prozesse.

Noch andere Resultate erhielten METSCHNIKOW und RICHARD HEYMONS. Diese beiden Autoren stellten nämlich fest, daß sich im Ovarium die Epithelzellen bereits differenziert vorfinden.

METSCHNIKOW (41) konstatierte bereits im Jahre 1866 in seinen „Embryologischen Studien an Insekten“, daß bei *Cecidomya* nicht alle Elemente den gleichen Ursprung haben. Die Eizellen und die Nährzellen allein entstehen aus den Polar- oder Geschlechtszellen, während die Epithelzellen aus andern kleinen Embryonalzellen des Mesoderms hervorgehen.

HEYMONS (29) beschreibt gleichfalls in seiner Arbeit über die „Embryonale Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von *Phyllodromia (Blatta) germanica* L.“, daß die Geschlechtszellen sehr früh an verschiedenen Stellen des Embryos entstehen und daß sich nachträglich einige Zellen der primitiven Segmente (Mesoderm) zwischen die Geschlechtszellen einnisten und zu Epithelzellen in der Geschlechtsanlage werden. Er stellt ferner fest, daß die beiden Arten von Zellen während der ganzen Entwicklung im Ovarium unterschieden werden können. Wir finden also in der Endkammer von *Blatta* die Geschlechtszellen und die Epithelzellen von vornherein getrennt, ohne daß man überhaupt von indifferenten Elementen sprechen könnte. Der Meinung KORSCHOLT'S gegenüber, die sich ausschließlich auf Untersuchung erwachsener Individuen gründet, haben die Resultate von HEYMONS und METSCHNIKOW hohen Wert, zumal von diesen beiden Forschern, soweit mir bekannt, allein entwicklungsgeschichtliche Studien in dieser speziellen Frage vorliegen. HEYMONS (30) beweist in einer spätern Arbeit (1895) „über Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren“ nochmals dasselbe Verhalten.

Wir dürfen also die Tatsache, daß in der Endkammer sich 2 verschiedene Zellarten, Geschlechtszellen und Epithelzellen, bereits differenziert vorfinden, als bewiesen betrachten. Daß diese Behauptung richtig ist, wird durch die Resultate GIARDINA'S indirekt voll und ganz bestätigt. Die Frage endlich, wie die Geschlechtszellen zu Ei- und Nährzellen werden, ist von demselben italienischen Autor in einer hervorragenden Arbeit „Origine dell'oocyte e delle cellule nutritive nel Dytiscus“ (1904) zum größten

Teil gelöst. GIARDINA (13) zeigte, daß die Urgeschlechtszellen oder Oogonien sich zuerst mitotisch vermehren, um darauf die Nährzellen hervorzubringen und zwar durch einen Prozeß, wie er bis dahin im Tierreich noch nie beobachtet wurde. Es ist der interessante Vorgang der Differentialmitose.

Nach meinen eignen Beobachtungen kann ich die Befunde GIARDINA'S im Großen und Ganzen bestätigen. Meine Untersuchungen, die sich nicht nur auf die großen Dytisciden, *Dytiscus marginalis* und *Dytiscus latissimus*, sondern auch auf kleinere Wasserkäfer, wie *Acilius*, *Colymbetes fuscus* und *Colymbetes notatus*, erstreckten, ergaben im wesentlichen die gleichen oder wenigstens sehr ähnliche Resultate.

Als Grundlage für die vorliegende Arbeit diene mir neben dem italienischen Autor besonders die Arbeit von WILL vom Jahre 1886 „Über die Entstehung des Eies bei *Colymbetes fuscus* L.“. Unbegreiflicherweise wurde diese Arbeit, die, wie wir heute sehen, gerade in der Frage des Ursprungs der Eizelle und der Nährzellen der Wirklichkeit weitaus am nächsten kommt, von KORSCHULT (32) widerlegt und auch von den meisten folgenden Forschern gänzlich ad acta getan. So viel steht jedoch heute fest, daß WILL (57) der Einzige und der Erste war von allen ältern Autoren, der den Vorgang der Differenzierung der beiden Zellelemente in der Hauptsache richtig erkannt hat, wie auch von GIARDINA zugegeben wird. Ich werde später noch ausführlicher darauf zurückkommen. Heute kann ich sogar soweit gehen, zu behaupten, daß WILL auch zum erstenmal Caryokinesen in der Endkammer von *Dytiscus* beobachtet hat, wie aus einer mir gütigst überlassenen Zeichnung aus seinen frühern Untersuchungen vom Jahre 1886 deutlich hervorgeht (Fig. 1). Nach GIARDINA sind nämlich HENKING und DE BRUYNE die Ersten, welche mitotische Teilungen in der Endkammer nachgewiesen haben [HENKING (23) 1892, DE BRUYNE (9) 1899].

Nach meiner Überzeugung lag es lediglich an ungeeignetem Material oder auch zum Teil an der Unvollkommenheit der damaligen technischen Hilfsmittel, daß WILL und vielen andern Forschern der interessante Prozeß der Differentialmitose noch verborgen blieb. Wenn die Behauptung KORSCHULT'S, daß während des ganzen postembryonalen und imaginalen Lebens eine kontinuierliche Eibildung statthabe, richtig wäre, dann wäre auch

sehr wahrscheinlich die Differentialmitose, wie sie von GIARDINA bei *Dytiscus* aufgefunden wurde, längst entdeckt worden.

Die ausführliche Literatur soll im Text der nun folgenden Abhandlung, über den Ursprung der Eizelle und der Nährzellen, entsprechend Erwähnung finden.

Meine ersten Untersuchungen stellte ich an im Februar und März 1908 an Ovarien von *Colymbetes fuscus*, dem kleinen Wasserkäfer, der in der hiesigen Gegend — Rostock und Warnemünde — viel häufiger vorkommt als die großen Dytisciden. Als Fixationsmittel kamen anfangs Sublimat, Sublimatessigsäure und Pikrinessigsäure zur Anwendung. Die 5μ dicken Schnitte wurden teils mit Alaunkarmin, teils mit Hämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbt. Aber die Resultate waren zuerst nicht besonders erfreulich. Denn abgesehen davon, daß die Konservierung bei der enormen Feinheit dieser Gewebe anfangs manche Schwierigkeiten machte, konnte ich um diese Jahreszeit nur vereinzelte Mitosen in der Endkammer nachweisen. Dagegen zeigten sich allerlei rätselhafte Erscheinungen, wie sie auch in frühern Arbeiten wiederholt abgebildet und beschrieben wurden. Ich richtete daher mein Hauptaugenmerk vorerst auf die mir von Herrn Prof. WILL zum Studium dieser Frage überlassenen Präparate seiner frühern Untersuchungen. Hierbei konnte ich zwar mehrfach mitotische Prozesse in dem vordern Abschnitt der Endkammer konstatieren und manche andere interessante Beobachtung machen, auf die ich an anderer Stelle noch näher eingehen werde. Jedoch eine wirkliche Differentialmitose, wie ich sie bald darauf an eignen Präparaten sah, konnte ich damals nicht erkennen.

Frisches Material war also zur Lösung dieser Frage nötig. In den folgenden Monaten April und Mai kamen denn auch eine Menge großer und kleiner Dytisciden zur Untersuchung. Die Tiere wurden möglichst am gleichen Tage, an dem sie gefangen wurden, dekapiert und die Ovarien schnell, jedoch mit der größten Sorgfalt herauspräpariert und sofort in die Konservierungsflüssigkeit gebracht. Ein vorheriges längeres Verweilen der Eiröhren in physiologischer Kochsalzlösung gab nämlich immer zur Schrumpfung der Gewebe Veranlassung. Als Konservierungsmittel verwendete ich jetzt ZENKER'sche Flüssigkeit und zuletzt nach dem Beispiel GIARDINA's fast ausschließlich Platinosmiumessigsäure, das sog. HERMANN'sche Gemisch. Später modifizierte ich auf den Rat von Herrn

Prof. WILL beide Gemische derart, daß ich den Essigsäurezusatz verringerte, da diese Säure ähnlich wie die Kochsalzlösung bei längerer Einwirkung leicht Schrumpfung der zarten Zellelemente herbeiführte. Auch zeigte es sich, daß ein Erhitzen des Fixationsmittels auf 60—70° C für eine gute Konservierung von Vorteil war. So erhielt ich denn brauchbare Präparate. Der Methode GIARDINA's, mit Safranin-Lichtgrün zu färben, ziehe ich eine Doppelfärbung mit HEIDENHAIN'schem Hämatoxylin-Lichtgrün vor. Zur Kontrolle kamen noch andere Färbemethoden zur Verwendung, von denen ich besonders die mit Hämatoxylin-Eosin hervorheben will.

Da sich jedoch die Hämatoxylin-Lichtgrünfärbung, wie wir später sehen werden, für bestimmte Zwecke — die Differenzierung des Chromatins im Oogonienkern — gut eignete, blieb ich bei dieser Methode. Die mit Indigo und Pflanzengrün entworfenen Zeichnungen geben ein naturgetreues Bild meiner Präparate.

A. Allgemeine Morphologie des Dytiscidenovariums.

Die Ovarien der Dytisciden sind, wie bei allen Insecten, paarige Organe, bestehend aus je einem Bündel mehrerer zarter Eiröhren, die im Abdomen gelegen sind. Jede Eiröhre ist für sich mittels eines feinen elastischen Fadens an der Seitenwand des Herzens befestigt und wird in ihrer ganzen Länge von einer zarten, durchsichtigen, anscheinend strukturlosen Tunica bekleidet, die dem Follikelepithel — von dem sie ausgeschieden wurde — direkt aufsitzt. Jedes Ovarienbündel wird nochmals von einem gemeinsamen, aus fettreichem Gewebe bestehenden Mantel umgeben, der in der Literatur als Syncytium bekannt ist.

Eine Eiröhre setzt sich zusammen aus dem Endfaden, der Endkammer und der eigentlichen Eiröhre oder Ovarialtube.

In der Eiröhre alternieren abwechselnd eine Eizelle mit einer bestimmten Anzahl von Nährzellen — Einfach und Nährfach — wobei die Eizelle stets nach der Geschlechtsöffnung hin vorangeht. Die Eizelle ist bedeutend größer als die Nährzellen und nimmt von einem gewissen Stadium ab den ganzen Querschnitt des Ovarialschlauches ein. Diese beiden Zellarten werden noch von andern kleinern Zellelementen umgeben, welche sowohl das Gerüstepithel der Nährzellen als das Follikelepithel der Eiröhre darstellen.

Auf die Morphologie des Endfadens und der Endkammer werde

ich im Folgenden im Zusammenhange mit der Bildung der Eizelle und der Nährzellen genauer eingehen.

Da nun, wie ich feststellen konnte, bei allen Dytisciden, die ich untersuchte, nämlich: *Dytiscus marginalis*, *Dytiscus latissimus*, *Acilius*, *Colymbetes fuscus* und *Colymbetes notatus* bezüglich der Oogenese fast die gleichen Verhältnisse vorliegen, werde ich mich in der folgenden Abhandlung auf die Beschreibung eines Dytisciden beschränken. Es ist dies *Colymbetes fuscus*, an dem ich die Differentialmitosen zum erstenmal beobachtete. Auffällige Abweichungen von *Dytiscus* werden in den einzelnen Kapiteln besondere Berücksichtigung finden. Wir werden sehen, daß gerade durch die Kombination der Beobachtungen an den Ovarien beider Species gewisse Fragen erst ins richtige Licht gerückt werden und wir so ein klares, einwandfreies Bild von dem eigentlichen Differentialvorgang erhalten.

a) Der Endfaden.

Der Endfaden, der von allen Autoren bis auf GIARDINA (13) als ein Syncytium beschrieben wurde [KORSCHOLT (32) 1886, LEYDIG (40) 1888, HENKING (23) 1892, DE BRUYNE (8) 1898], zeigt bei *Colymbetes* wie bei *Dytiscus* gewöhnliche Zellenstruktur. Die Endfadenzellen haben eine verlängerte Gestalt angenommen, und ihr Protoplasma weist fibrillären Habitus auf. Da diese Fibrillen des Plasmas, wie die Zellgrenzen, in der Längsachse des Filaments verlaufen, ist es oft schwierig, die letztern exakt nachzuweisen, und es bedarf einer sehr guten Konservierung und Färbung, um dieselben im obern Abschnitt des Fadens deutlich zu machen. Gegen die Endkammer hin gehen die Zellen aus der gestreckten allmählich in eine polyedrische Form über, bis sie zuletzt an der Vereinigungszelle mit der Kammer fast scheibenförmig werden (Fig. 1). Da an dieser Stelle das Protoplasma seine fibrilläre Struktur verliert, so sind hier die Zellgrenzen sehr deutlich zu erkennen, sogar am lebenden Objekt. Beim unmittelbaren Übergang in die Endkammer sehen wir bei *Dytiscus* die Endfadenzellen im Kreise um eine Zentralachse geordnet, die wir jedenfalls als Stütze der umgebenden Zellen aufzufassen haben (Fig. 2). Dieselbe färbt sich intensiv mit HEIDENHAIN'schem Hämatoxylin. Bei starker Differenzierung der Hämatoxylinfärbung und andern Färbemethoden beobachtete ich jedoch, daß sie mehr für Plasmatfarben empfänglich ist. Die kleinen Wasserkäfer *Acilius* und *Colymbetes* weichen hierin

von *Dytiscus* ab, indem bei ihnen eine solche Zentralachse fehlt. Fig. 2 zeigt einen Querschnitt des Endfadens in der Übergangsregion zur Endkammer von *Dytiscus*. Der Kern der Endfadenzellen ist klein und meist von ovaler Form. In dem blassen Nuclearnetze sind nur spärliche Chromatinkörnchen enthalten, von denen eines durch seine Größe und Tinktion besonders auffällt und als Kernkörperchen oder Nucleolus gedeutet werden muß.

Aus der Gleichheit der Kernstruktur und dem stufenweisen Übergang der Endfadenzellen von einer Form in die andere geht hervor, daß es sich ursprünglich um gleichartige Zellen handelt. Ihre Kerne zeigen das gleiche Aussehen wie die nachher zu besprechenden Epithelzellkerne der Endkammer und die Follikelepithelzellen der Eiröhre, was ebenfalls auf einen gemeinsamen Ursprung hindeutet. Der Endfaden stellt also, seiner Funktion als Aufhängeapparat entsprechend, ein selbständiges, wohlgeformtes Organ dar, das in der Folge keine Veränderung erleidet und auch in keiner Beziehung steht zur Bildung der Eizelle und der Nährzellen.

b) Die Endkammer.

Die histologische Beschaffenheit der Endkammer ist je nachdem, ob wir noch reife Eier im Ovarium finden oder nicht, ob wir es mit Sommer- oder Winterovarien zu tun haben, wesentlich verschieden. Ich werde später noch ausführlich auf diese Erscheinungen zurückkommen. Soviel möchte ich jedoch hier schon vorausschicken, daß es nicht in jeder Jahreszeit möglich ist, normale Endkammern zu bekommen, die zur Lösung der Frage der Entstehung der Eizelle und der Nährzellen allein ein klares Bild liefern können.

Die Bildungsstätte dieser beiden Zellelemente ist also die Endkammer. Sie wird auch schon von den meisten Forschern als solche anerkannt und als sog. Keimkammer in der Literatur beschrieben. Wie jedoch die Differenzierung der Eizelle und der Nährzellen im Insectenovarium vor sich geht, darüber sind die Ansichten auch heute noch sehr geteilt. Die alte Auffassung, die ich in der Einleitung bereits erörtert habe, wurde von KORSCHOLT neu begründet und von fast allen folgenden Autoren akzeptiert; ja sogar in Arbeiten neuern Datums finden wir diese Ansicht noch vertreten. Jene indifferenten Elemente aber, aus denen KORSCHOLT die 3 Zelltypen hervorgehen läßt, gibt es in der Endkammer überhaupt nicht, sondern

wir unterscheiden hier exakt Geschlechtszellen und Epithelzellen. Beide Zellarten sind, wie entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen ist, längst differenziert und daher beim erwachsenen Individuum von vornherein histologisch wesentlich verschieden. Ein genetischer Zusammenhang zwischen beiden Zellelementen besteht also nicht.

Da wo der Endfaden in die Endkammer übergeht, finden wir also 2 Arten von Zellen: die Urgeschlechtszellen oder Oogonien und die Epithelzellen. Die letztern sind klein und scheinen, nach dem Aussehen ihrer Kerne zu schließen, von derselben Art zu sein wie die Endfadenzellen, zumal wir von dem Filament bis in die Endkammer hinein alle Übergangsformen finden. Diese Epithelzellen umkleiden nicht nur die ganze Endkammer, sondern sie sind auch, wie wir an Schnitten erkennen, zwischen die andern größern Zellen, die Oogonien, eingestreut. Zuweilen bekommt man, besonders auf dickern Schnitten, Bilder, als ob Epithelzellkerne im Plasma der Oogonien lägen. Dieser Umstand veranlaßte jedenfalls WILL (57), die Epithelzellen früher als durch Knospung des Oogonienkerns entstanden aufzufassen. In Wirklichkeit umkleiden die Epithelzellen die Oogonien und bilden so quasi ein Netz, in dem die letztern zerstreut liegen.

Die Oogonien sind aber stets größer als die Epithelzellen und meist von runder oder polyedrischer Gestalt. Ihr Kern ist im Verhältnis zum Cytoplasma sehr groß und reich an chromatischen Elementen. Einen Nucleolus, wie wir ihn im Epithelzellkern fanden, habe ich nicht nachweisen können.

Vereinigen wir zum Schlusse die Resultate der embryologischen Forschungen von MERTSCHNIKOW und HEYMONS mit diesen histologischen Befunden, so glaube ich, daß damit wohl jeder Zweifel über den verschiedenen Ursprung der beiden Zellarten behoben ist. KORSCHOLT nennt die Oogonien Keimzellen, und nach ihm werden einige Nährzellen, andere Eizellen. In der Tat gehen jedoch aus der Oogonie beide Zellelemente hervor, wie dies bereits vor mehr als 20 Jahren von WILL zum erstenmal richtig festgestellt wurde.

c) Multiplikationsteilungen der Oogonien und die Entstehung des Spindelrestes.

Die Oogonien wachsen, nicht um sofort Eizellen zu werden, sondern um sich mitotisch zu teilen, gerade so wie wir es bei gewöhnlichen Gewbezellen beobachten (Fig. 3). Zwei- vielleicht

auch dreimal wiederholt sich dieser einfache caryokinetische Prozeß, so daß wir im vordern Abschnitt der Endkammer mehrere Oogonien-generationen unterscheiden können, wobei allerdings als Erkennungsmittel, neben den Lagebeziehungen in der Kammer, lediglich ihre verschiedene Größe maßgebend ist. Wir konstatieren nämlich auf Längsschnitten durch die Endkammer vom Endfaden ab nach der Eiröhre hin ein ständiges Wachstum der Oogonien.

Sobald sich eine Oogonie zur Teilung anschickt, treten im Kerngerüst zuerst würfelförmige chromatische Elemente auf. Allmählich erfolgt jedoch eine für die *Dytisciden* charakteristische Ausbildung der Chromosomen. Wir beobachteten, wie diese beim Herabtreten und Ordnen in die Äquatorialebene sich in kleine Henkel umbilden, so daß jedes Chromosoma, von der Stirne gesehen, wie 2 Körnchen erscheint. In der Äquatorialplatte zeigen sich also von der Seite immer eine Reihe Körnchen nebeneinander, und wir sehen bei der Spaltung der Chromosomen die Tochterelemente eine Zeitlang sog. Pseudotetraden bilden. Diese sind jedoch nicht zu verwechseln mit den echten Tetraden bei der Richtungskörperbildung, wobei bekanntlich jedes Chromosoma eine zweimalige Längsteilung erfährt, oder mit jenen Vierergruppen, wie wir sie später im Nährzellkern als Vervielfältigungsmodus der chromatischen Elemente antreffen. Besonders schön habe ich zuweilen solche Bilder von Pseudotetraden während der spätern Differentialmitosen im Stadium der Metaphase beobachten können (s. Fig. 23).

Die Anzahl der Chromosomen ist bei den einzelnen *Dytiscus*-Arten verschieden groß. Die Zahlen bewegen sich zwischen 35 und 40. Für *Dytiscus* hat GIARDINA bereits 38—40 Chromosomen angegeben: bei *Colymbetes fuscus* fand ich etwa 35—37. In Anbetracht dieser Menge und der gebogenen Form der Chromosomen ist es nicht leicht, eine genaue Zahl festzustellen, zumal wenn man bedenkt, daß die chromatischen Elemente in der Äquatorialplatte meist derart gelagert sind, daß sie sich, vom Pol aus gesehen, teilweise kreuzen und überdecken. Sicher ist jedoch, daß die Chromosomenzahl für jede Species eine konstante ist und daß die kleine Differenz nur auf Beobachtungsfehler zurückzuführen ist. Die Figg. 6a u. b stellen 2 aufeinanderfolgende Schnitte durch eine Oogonie von *Colymbetes* in Metaphase dar, wobei die Äquatorialplatte schräg getroffen wurde. Die Henkelform der Chromosomen kommt darin deutlich zum Ausdruck. Wenn wir die Figg. 3 u. 6 und ebenso Fig. 4 u. 5 miteinander vergleichen, fällt sofort der Größenunterschied des Zellumfanges

und der Chromosomen in die Augen. Wir haben es offenbar mit 2 verschiedenen Oogoniengenerationen zu tun. Bei der Färbung mit HEIDENHAIN'schem Hämatoxylin sind bei allen mitotischen Vorgängen in der Endkammer an den Spindelpolen sehr deutlich die beiden Centrosomen zu erkennen. Im Stadium der Anaphase verschwinden diese Centrosomen wieder, ob im Cytoplasma oder in dem sich neu bildenden Kern, ließ sich nicht feststellen.

Von besonderm Interesse bei den Multiplikationsmitosen ist die Bildung eines spezifisch plasmatischen Körpers aus der Kernspindel. Nach GIARDINA bildet sich dieser Körper erst bei der letzten Multiplikationsteilung, eine Ansicht, die ich nach meinen Beobachtungen nicht ganz akzeptieren kann.

Wir sehen nämlich, wie schon bei der 1. Teilung der indifferenten Oogonie sich dieser Körper, wenn auch noch in ganz unansehnlicher Weise, ausbildet. Fig. 4, welche das Endstadium einer Mitose darstellt, zeigt diese Verhältnisse bei einer ganz jungen Oogonie, die im obersten Abschnitt der Endkammer gelegen ist. Vor der Durchschnürung der beiden Tochterzellen bemerken wir, wie sich die Spindelfäden, welche die beiden Tochterkerne noch verbinden, im Äquator allmählich verengern und schließlich 2 Kegel bilden, deren Spitzen sich in der Teilungsebene noch berühren. Die Spindelfäden markieren in diesem Stadium das Bild einer Sanduhr. Das zwischen ihnen gelegene Plasma verschmilzt mit den Fäden zu einem einheitlichen, gleichmäßigen Körper, den wir im Folgenden als Spindelrest bezeichnen wollen.

Die Figg. 4 u. 5 zeigen die erwähnte Sanduhrform der Spindel zwischen 2 Tochteroogonien bei *Colymbetes*. In der Fig. 5 handelt es sich bestimmt um eine 2. Teilungsgeneration, da einmal der bereits vorhandene Spindelrest nur durch eine vorhergegangene Mitose zu erklären ist und andererseits die Tochterzellen bedeutend größer sind als die in Fig. 4. Während der letzten Multiplikationsteilung tritt die Erscheinung der Spindelrestbildung sehr viel deutlicher zutage als bei den vorhergegangenen Mitosen. Die Umwandlung der Spindelfäden erfolgt jedesmal vom Äquator der erwähnten Sanduhrfigur nach den beiden Enden hin (Fig. 7). Schließlich zerreißt die Brücke, welche die beiden Tochteroogonien noch verbunden hatte, und wir haben in jeder Teilhälfte einen selbständigen Körper. An der Peripherie des Spindelrestes, der sich mit Plasmafarben intensiv färbt, erkennen wir häufig noch die cytoplasmatische Strahlung, die auf seinen Ursprung aus der Kernspinde

hindeutet (Fig. 7 u. 11). Fast regelmäßig beobachten wir an Schnitten Gruppen von 2 oder 4 Oogonien, die noch von der letzten Teilung her mit ihren Spindelresten in Zusammenhang stehen. Fig. 7, 8 u. 9 stellen solche Stadien dar. Die Gruppe von 4 Oogonien zeigt uns durch die Lage der Spindelreste an, daß sie sehr wahrscheinlich durch eine zweimalige Teilung einer einzigen Oogonie entstanden ist. So finden wir in der Endkammer alle möglichen Stadien und Übergangsformen von der einfachen äquatorialen Verdichtung und Verschmelzung der Spindelfäden bis zum vollständig ausgebildeten selbständigen Spindelrest. Dieser Restkörper, der sich also bei jeder neuen Mitose auf Kosten der äquatorialen Kernspindel vergrößert, erhält nach der letzten Multiplikationsteilung eine bestimmte Position in der Oogonie, welche durch die letzte Teilungsebene festgelegt ist. Während der nun folgenden Differentialmitosen wird seine Lage nicht mehr verändert.

Die Oogonien der letzten Vermehrungsperiode unterscheiden sich schon wesentlich von den jüngern Generationen. Einmal sind sie an Umfang ganz beträchtlich größer, und zweitens sind sie durch den charakteristischen Spindelrest ausgezeichnet. Eine neue Erscheinung im Cytoplasma tritt noch hinzu. Es bilden sich nämlich in der Nähe des Oogonienkerns häufig 1 oder 2 Vacuolen aus, deren Bedeutung jedoch unklar ist (Fig. 9 u. 10).

B. Differenzierung der Eizelle und der Nährzellen.

a) Differenzierung der chromatischen Elemente im Oogonienkern.

Im Oogonienkern beginnt nun eine eigentümliche Sonderung der chromatischen Elemente in zwei verschiedene Bereiche. Hierbei zeigt sich ein interessanter Unterschied zwischen *Dytiscus* und *Colymbetes*, der für das richtige Verständnis dieses Vorganges von hoher Bedeutung ist.

Sonderbarerweise geht GIARDINA bei seiner Beschreibung von *Dytiscus* auf diesen für das Wesen der Differentialmitosen so wichtigen Prozeß nicht näher ein. Er konstatiert nur die Sonderung in die beiden typischen Chromatinbezirke im Oogonienkern. Die eine Kernhälfte besteht aus einem sehr feinkörnigen Material, während die andere Hälfte größere Chromatinkörner aufweist, welche sich später in die Chromosomen der Äquatorialplatte umwandeln. GIARDINA

macht dabei die interessante Beobachtung, daß die Anzahl der Chromosomen, welche in die Kernspindel eintreten, genau die gleiche bleibt wie bei den frühern Multiplikationsmitosen, obwohl etwa die Hälfte der chromatischen Elemente des Kerns nicht am Aufbau der Äquatorialplatte partizipiert. GIARDINA glaubt, mit dieser Tatsache die von BOVERI aufgestellte Theorie von der Individualität der Chromosomen widerlegen zu können. Wir werden später sehen, daß der Einwand GIARDINA's hinfällig ist und daß die Individualitätstheorie trotz dieser eigentümlichen Erscheinung auch bei den Dytisciden aufrecht erhalten werden muß.

Dytiscus.

Betrachten wir zuerst den Differentialvorgang bei *Dytiscus*. Das Chromatin, das im ruhenden Oogonienkern gleichmäßig im Liniengerüst verteilt ist, tritt allmählich an einzelnen Stellen zu größern Körnchen zusammen, wie wenn eine gewöhnliche Mitose beginnen wollte. Aber eigentümlicherweise wird nicht alles Chromatin zum Aufbau der typischen Chromosomen verbraucht, sondern etwa die Hälfte der chromatischen Substanz nimmt die Gestalt von ganz feinen Körnchen an, die sich nach und nach in der einen Kernhälfte ansammeln. Zuerst nehmen diese Granula, die ursprünglich im ganzen Nuclearnetz zerstreut liegen, an der Kernperipherie an Menge zu und treten so deutlich hervor. Fig. 9, 10 u. 20a stellen solche Stadien der Chromatindifferenzierung im Oogonienkern von *Dytiscus* dar. Im weitem Verlauf zeigt sich jedoch, daß die Körnchenmasse die eine Kernhälfte bevorzugt und nach und nach die Gestalt einer Sichel oder eines Halbmondes annimmt (s. Fig. 11 u. 12). In diesem Stadium hebt sich die chromatische Masse durch ihre intensive Färbung, die hauptsächlich durch die dichtgedrängte Lage der Körnchen bedingt ist, deutlich von der andern hellen Kernzone ab. Wir erkennen noch, wie eine feine Granulaschicht die gesamte Kernperipherie umzieht und kontinuierlich in den Halbmond übergeht. Dieser Vorgang erfolgt gleichzeitig mit der Sonderung und Ausbildung der typischen Chromosomen. Die erwähnten größern chromatischen Elemente rücken in die andere Kernhälfte zusammen. Am Ende der Differenzierung hat man, in Anbetracht der eigentümlichen Form der Körnchenzone, oft den Eindruck, als ob im Oogonienkern sich ein neuer Nucleus mit den eigentlichen Chromosomen gebildet hätte. Aus den chromatischen Elementen dieses gesonderten

kleinen Kerns bilden sich die Chromosomen, die schließlich wieder die Henkelform annehmen und die Äquatorialplatte aufbauen.

Wenn wir die eben beschriebenen Vorgänge betrachten, drängt sich uns die Frage auf: Woher kommt diese Überproduktion chromatischer Substanz, insbesondere die chromatische Körnchenmasse? Ich habe bereits vorher erwähnt, daß die Körnchen anfangs, wie die eigentlichen Chromosomen, gleichmäßig im ganzen Kerngerüst zerstreut liegen und nicht besonders auffallen. Am Ende der Differenzierung finden wir aber eine derartige Menge von körnigem Material in dem chromatischen Halbmond vereinigt, daß wir unbedingt eine Vermehrung desselben während der Differentialperiode annehmen müssen.

Fassen wir einmal Fig. 10, die bei stärkster Vergrößerung entworfen wurde, näher ins Auge! Die eigentlichen Chromosomen haben noch ihre ursprüngliche kubische Form und sind im ganzen Kern zerstreut. Wenn man die einzelnen Chromosomen, welche in der hellen Zone liegen, aufmerksam beobachtet, zeigt sich ihre Peripherie von feinsten Körnchen umlagert, so daß man glauben möchte, daß dieselben von den Chromosomen abgegeben werden. Man könnte hier einwenden, daß diese Granula ebensogut zum Aufbau der Chromosomen dienen könnten, allein diese Ansicht erscheint insofern unwahrscheinlich, als eben die Zahl der Körnchen ständig zunimmt, während sich die eigentlichen Chromosomen nicht vergrößern, sondern nur die Henkelform annehmen. Dieser Befund kann meiner Überzeugung nach nur so gedeutet werden, daß BOVERI recht hat, wenn er in seiner Arbeit „Ergebnisse über die Constitution der chromatischen Elemente des Zellkerns“ vermutet, daß bei *Dytiscus* jedes Chromosoma einen Teil seiner chromatischen Substanz zur Bildung der chromatischen Sichel resp. des Ringes abgibt, so daß der ganze Prozeß sich als ein Diminutionsvorgang abspielen würde. In Anbetracht der Wichtigkeit dieser Frage für die Individualitätstheorie der Chromosomen, werde ich mich an anderer Stelle noch eingehender hierüber verbreiten.

Colymbetes.

Wesentlich erleuchtet wird dieser Prozeß der Chromatindifferenzierung durch den Vorgang, wie er sich bei *Colymbetes* abspielt.

Betrachten wir zunächst die im Anfang des Differenzierungsprozesses stehende Fig. 13, so fallen uns im Oogonienkern einzelne

Körnchen durch ihre Größe und tiefschwarze Tinktion besonders auf; diese werden später zu Chromosomen. Wie bei *Dytiscus* (Fig. 9) treffen wir auch bei *Colymbetes* zwischen diesen größern echten Chromosomen zahlreiche andere chromatische Elemente im Liningerüst verteilt, die wie bei *Dytiscus* kleiner sind als die erstern, dann aber bei *Colymbetes* die wichtige Besonderheit zeigen, daß sie in der Färbung von jenen abweichen und mehr für Plasmafarben als für Kernfarben empfänglich sind. In diesem Stadium sind jedenfalls genau wie bei *Dytiscus* Chromosomen und chromatische Elemente durchaus gleichmäßig im Kernraum verteilt. Auch hier zeugt der weitere Verlauf für die Ansicht, daß die kleinen Elemente nicht etwa zum Aufbau der Chromosomen dienen, sondern nur als Zerfallsprodukte von Chromosomen aufgefaßt werden können. Wenn ich auch bei *Colymbetes* nicht die kleinen Körnchen wie bei *Dytiscus* (Fig. 10) kranzförmig die Chromosomen umgeben sah, so scheint mir doch die anfangs durch den ganzen Kern diffus verbreitete Anordnung der erstern sowie ihre spätere Abwanderung zum einseitig gelegenen chromatischen Halbmond mehr dafür zu sprechen, daß sie aus einer Substanzabgabe aller einzelnen Chromosomen resultieren denn aus einem gänzlichen Zerfall einzelner. So scheinen mir wenigstens die tatsächlichen Befunde nichts zu enthalten, was der Annahme eines Diminutionsvorganges widerspräche. Im Verlauf der weiteren Differenzierung hört jedenfalls wie bei *Dytiscus* die gleichmäßige Verteilung der beiderlei Chromatinelemente auf, indem sich die schwarzen Körnchen in die eine, die grünen in die andere Kernhälfte zurückziehen, um so den chromatischen Halbmond entstehen zu lassen, der also hier, im Gegensatz zu *Dytiscus*, sich tinktorisch anders verhält als die eigentlichen Chromosomen (Fig. 18). Bei der Doppelfärbung Hämatoxylin-Lichtgrün färbt sich die Körnchenmasse nicht intensiv schwarz wie die Chromosomen, sondern dunkelgrün. Zuweilen zeigen die Granula auch einen leichten Anflug ins Bläuliche (Fig. 19). Es weist diese Färbungsverschiedenheit darauf hin, daß der morphologische Vorgang von chemischen Prozessen begleitet ist.

Diese Sonderung der beiderlei Chromatinbezirke wird sehr klar durch die Figg. 14—17 illustriert. Wir erkennen an denselben, daß sich das Liningerüst noch als ein einheitliches Ganze durch den gesamten Kern verbreitet, und ersehen aus der Anordnung der Körnchen und Chromosomen, daß sich die Lininfäden der einen Kernhälfte direkt in die andere fortsetzen. Bei Betrachtung der

Figuren erhalten wir den Eindruck, als ob der Kernsaft im Bereich der differenzierten Körnchen sich mit Plasmafarbe tingiert hätte. Wir unterscheiden eine grüngefärbte und eine helle, ungefärbte Kernzone. Der grüne Grundton der einen Hälfte kommt aber vorzugsweise durch die dicht übereinanderliegenden dunkelgrünen Körnchen zustande, zum Teil möglicherweise auch dadurch, daß sich die letztern teilweise im Kernsaft aufgelöst haben. Die chromatischen Bestandteile des Kerns sind in diesem Stadium nicht mehr gleichmäßig im ganzen Liningerüst verteilt, indem sämtliche echten Chromosomen sich auf die eine, die differenzierten Körnchen auf die andere Kernhälfte verteilt haben (Fig. 14, 15). Wenn man in Fig. 16 u. 17 zwischen den grünen Körnchen der differenzierten Kernhälfte dennoch eine Anzahl tiefschwarz gefärbter Körner bemerkt, so dürfte es am wahrscheinlichsten sein, daß es sich um Chromosomen handelt, die ihre Lageveränderung noch nicht vollzogen haben; doch ließe sich auch die Ansicht verteidigen, daß die schwarzen Körnchen der grünen Kernhälfte ebenfalls durch Diminution abgestoßene Chromatinprodukte sind, bei denen die chemische Umwandlung noch nicht vollzogen oder wenigstens im Rückstand ist. Wie dem auch sei, jedenfalls haben wir nach Ablauf der Differenzierung wieder die beiden charakteristischen Chromatinbezirke im Oogonienkern, in der einen Hälfte die typischen Chromosomen, in der andern eine granuliert Masse, die aber im Gegensatz zu *Dytiscus* hier eine veränderte Färbung aufweist. Wenn es demnach sicher ist, daß in der Oogonie von *Colymbetes* die eine Hälfte des Chromatins sich auch chemisch verändert hat, so ist kaum anzunehmen, daß in der Oogonie von *Dytiscus* der Differenzierungsprozeß ohne Begleitung chemischer Vorgänge verläuft, obwohl hier die Veränderung in der färberischen Reaktion des differenzierten Chromatins unterbleibt. Übrigens ist sie ja auch bei *Colymbetes* nur vorübergehender Natur, indem die Grünfärbung des chromatischen Halbmondes bei Anwendung der Doppelfärbung mit Hämatoxylin-Lichtgrün nur bis gegen Ende der 1. Differenzialteilung konstatiert wird, während in allen spätern Stadien die Substanz des zur Ringmasse umgewandelten Halbmondes wieder den Hämatoxylinfarbstoff bevorzugt (Fig. 21, 28, 29 und folgende). So sind die Veränderungen in der Farbreaktion wohl sichere Anzeichen von gleichzeitig mit den morphologischen Vorgängen einhergehenden chemischen Prozessen, ohne daß man umgekehrt aus dem Unterbleiben der Farbreaktion auf das Fehlen der chemischen Veränderung schließen könnte.

Noch ein Punkt ist gegenüber den Verhältnissen von *Dytiscus* für *Colymbetes* charakteristisch. Er betrifft das Größenverhältnis der Granula des differenzierten Chromatins zu den echten Chromosomen. Obwohl die erstern nun bei *Colymbetes* ebenso wie bei *Dytiscus* bei ihrer Entstehung wesentlich kleiner sind als die letztern (Fig. 8 u. 13), schwellen sie bei *Colymbetes* (Fig. 14—16) im Gegensatz zu *Dytiscus* sehr bald an, so daß sie vorübergehend die Größe der Chromosomen erreichen. Ob diese Größenzunahme durch Wachstum oder durch Quellung infolge von Flüssigkeitsaufnahme erfolgt, bleibe unentschieden. Erst später (Fig. 17—19) wird die Größenübereinstimmung dadurch wieder aufgehoben, daß die Chromosomen infolge eignen Wachstums wiederum an Größe vorausseilen.

In Fig. 17 erkennen wir im Plasma der Oogonie bereits 2 Polstrahlungen, obwohl die Chromatindifferenzierung im Kern nicht beendet ist. Diese Erscheinung ist mir wiederholt aufgefallen. Die verschiedenen Größendurchmesser der Oogonien, sowohl was Plasma als Kern betrifft, sind durch die jeweilige Schnittrichtung bedingt.

b) Differentialmitosen.

Nachdem sich also das Chromatin des Oogonienkerns in die beiden erwähnten Bereiche gesondert hat, beginnt die 1. Differentialmitose und damit zugleich der Prozeß der Nährzellenbildung.

In der Oogonie verschwindet allmählich mit dem Auftreten der beiden Polstrahlungen die Kernmembran, und die Chromosomen ordnen sich zur Äquatorialplatte. Der chromatische Halbmond kontrahiert sich und verliert mehr und mehr seine granulierten Beschaffenheit. Es entsteht daraus eine anscheinend homogene Masse, in der wir jedoch bei starker Vergrößerung noch deutlich die einzelnen Körnchen erkennen können. Durch die Kontraktion des körnigen Materials tritt an ihrer ganzen Peripherie eine helle Zone auf, die wir in Fig. 20b, welche den Beginn einer 1. Differentialmitose zeigt, deutlich erkennen. Da das Cytoplasma sich nicht direkt an die Chromatinmasse anlegt, müssen wir annehmen, daß diese Vacuole mit einer besondern Flüssigkeit erfüllt ist, über deren Zusammensetzung wir allerdings nichts Näheres aussagen können. Vielleicht steht sie auch in irgendeiner Beziehung zu der Vacuole, welche wir sehr häufig vor dem Schwinden der Kernmembran im Plasma der Oogonie finden, eine Erscheinung, auf die ich bereits früher aufmerksam gemacht habe.

Während sich nun die Kernspindel und mit ihr die Äquatorialplatte ausbildet, legt sich die chromatische Masse als ununterbrochener Ring so in den Äquator der Zelle, daß er die Spindel samt Äquatorialplatte einschließt wie der Saturnring seinen Planeten. In diesem Stadium der Metaphase haben wir folgendes interessante und charakteristische Bild:

Die Kernspindel mit Centrosomen und Äquatorialplatte einerseits, den chromatischen Ring und Spindelrest andererseits. In Fig. 21 ist der Ring quer getroffen; der Spindelrest befindet sich über dem einen Pol. Fig. 22 zeigt den kontinuierlichen Chromatinring vom Pol aus gesehen.

Der Spindelrest ist, wie aus Fig. 21 ersichtlich, stets dem einen der beiden Pole genähert, und bei der Teilung geht der chromatische Ring immer in diejenige Tochterzelle, welche diesen Plasmakörper enthält. Da immer 2 Oogonien, nämlich die der letzten Multiplikationsteilung, die eben beschriebenen Umwandlungen gleichzeitig durchmachen, so finden wir auf Schnitten fast regelmäßig 2 Oogonien nebeneinander in demselben Stadium (Fig. 24, 26, 28).

Bezüglich der Wanderung des Chromatinringes in die eine Tochterzelle ist bei *Dytiscus* und *Colymbetes* ein wenn auch unwesentlicher Unterschied zu bemerken. Bei *Dytiscus* überschreitet nämlich der chromatische Ring, häufig schon bevor die Äquatorialplatte gespalten wird, den einen Pol. Fig. 23, welche dieses Verhalten bei *Dytiscus* zeigt, entspricht der Fig. 21 bei *Colymbetes*. In einer gewissen Entfernung vom Pol wird der Ring enger, kompakter und verwandelt sich in eine kugel- oder halbkugelförmige Masse, die von der bereits erwähnten Vacuole umgeben ist. Da diese Vacuole konstant auftritt, glaube ich, in diesem Falle ein Kunstprodukt durch Schrumpfung oder Kontraktion der Ringmasse durch die Reagentien ausschließen zu dürfen. Es ist vielmehr wahrscheinlich, daß sie eine spezifische Flüssigkeit enthält, die freilich am konservierten Material nicht nachzuweisen ist. Möglicherweise besteht zwischen Vacuoleninhalt und Spindelrest irgendein kausaler Zusammenhang, sei er chemischer oder physikalischer Natur, da die Vacuole mit dem chromatischen Ring stets in die Tochterzelle eintritt, welche den Spindelrest besitzt. Am Ende der Differentialmitose umgibt die Vacuole nicht nur die chromatische Masse, sondern auch den Teilungskern, und schließlich bildet sich wieder um beide Teile eine Kernmembran, die anscheinend mit der Vacuolenwand identisch ist. Somit dürften wir viel-

leicht vermuten, daß der Vacuoleninhalt Kernsaft ist oder wenigstens aus dem Caryoplasma hervorgegangen ist.

Bei *Colymbetes fuscus* liegt der Ring bei fertiger Spindel stets in der Ebene der Kernplatte, und wenn er beim Fortschritt der Teilung allmählich dem einen Pol zurückt, so habe ich doch ein Überschreiten des Pols durch den chromatischen Ring nicht beobachtet. Meist sehen wir den Ring auf gleicher Höhe mit dem Teilungskern in die Tochterzelle eintreten, oder es sind nur geringe Abweichungen vorhanden (Fig. 26, 27, 28).

Die differente Färbung der beiden chromatischen Zonen im Oogonienkern von *Colymbetes* erhält sich meist während der ganzen 1. Differentialmitose. Der Ring zeigt hierbei die gleiche Färbung wie die differenzierte halbmondförmige Masse im Oogonienkern. Aber gegen Ende der 1. Differentialteilung nimmt auch diese Ringmasse typische Chromatinfarbe an, so daß während der nun folgenden Differentialmitosen kein besonderer Unterschied zwischen *Dytiscus* und *Colymbetes* zu bemerken wäre. Die Figg. 24—28 zeigen den Verlauf der 1. Differentialmitose bei *Colymbetes*. In Fig. 24 sehen wir 2 Oogonien mit ihren Spindelresten noch im Zusammenhang im Stadium der Metaphase. Fig. 25 stellt einen schrägen Schnitt durch ein gleiches Stadium dar. Diese beiden Abbildungen lassen sehr deutlich das körnige Material des Chromatinringes erkennen, während in den folgenden Figuren eine mehr homogene Beschaffenheit desselben zutage tritt.

GIARDINA behauptet, daß bei *Dytiscus* während der 1. Differentialteilung der Spindelrest in die Äquatorialebene herabtrete, um sich in der Teilungsebene mit der neuen Kernspindel zu vereinigen. Diese Ansicht glaube ich nach meinen Beobachtungen verneinen zu dürfen. Die Lage der Spindelreste in den Figg. 26—28 beweisen deutlich ein gegenteiliges Verhalten. Wir erkennen, daß hier im Stadium der Anaphase der Spindelrest seine ursprüngliche Position noch beibehalten hat.

Durch die 1. Differentialmitose werden gleichfalls wie bei den frühern Teilungen der indifferenten Oogonien in der Äquatorialebene auf Kosten der Spindelfäden neue Plasmakörper gebildet, die später mit dem alten Spindelrest verschmelzen. Es tritt nämlich nachträglich eine eigentümliche lokale Umordnung der beiden Tochterelemente ein, wodurch auch die Plasmakörper mit dem Hauptspindelrest vereinigt werden. Wenn GIARDINA recht hätte, daß der alte Spindelrest seinen Platz verläßt, um in die Teilungs-

ebene zu treten, würde zwar die Bilateralität der Oogonie nicht geändert, wohl aber ihre Polarität, die durch die letzte Multiplikationsteilung ein für allemal festgelegt ist. Die Lage des Spindelrestes ist also in der indifferenten Oogonie bereits fixiert und damit zugleich die Polarität des spätern Eies und Embryos bestimmt. Wie wir später sehen werden, ist bei den weiteren Differentialteilungen ein anderer Modus als der der Umordnung der Tochterzellen überhaupt nicht möglich.

Aus der 1. Differentialmitose gehen also 2 Zellen hervor, von denen die eine mehr als das Doppelte der chromatischen Substanz enthält wie die andere. Im gleichen Verhältnis zum Chromatin teilt sich aber auch die Plasmamenge, so daß zwei ungleich große Teilhälften (Fig. 27, 28) entstehen. Die kleinere ist die 1. typische Nährzelle, die größere, welcher bei der Teilung der chromatische Ring zufällt, ist die Oogonie, die später zur Oocyte wird. Wir können also, trotz der Mitose bei der Kernteilung, die zur Erzeugung der Nährzellen führenden Vermehrungsvorgänge im vollen Sinne als einen Knospungsprozeß ansprechen. Da vollends, wie wir bald sehen werden, überhaupt keine vollständige Durchteilung der Tochterelemente erfolgt, ist die Bezeichnung Knospung durchaus berechtigt. Wenn wir an diesen Gesichtspunkten festhalten, müssen wir zugeben, daß WILL in seiner frühern Beschreibung der Oogenese bei *Colymbetes* (1886) auch heute noch in der Hauptsache recht behält.

Betrachten wir endlich nochmals die beiden chromatischen Elemente der Oogonie am Ende der 1. Differentialmitose. Es erfolgt zunächst eine Berührung des Teilungskerns mit der chromatischen Masse. Die letztere hat eine mehr homogene Beschaffenheit angenommen und ist manchmal von Vacuolen durchsetzt. Sie schmiegt sich erst in Gestalt einer Kappe dem Tochterkern an, um schließlich wieder in die Halbmondform überzugehen. Nachdem sich nun um beide Teile eine neue Kernmembran gebildet hat, zeigt die Oogonie normalerweise wieder die charakteristische Sonderung in die beiden Chromatinbereiche, wobei die chromatische Masse häufig Vacuolen aufweist. (Siehe GIARDINA's figg. 18—20, die so sehr den Verhältnissen bei *Colymbetes* gleichen, daß deswegen besondere Abbildungen überflüssig werden.)

Hier und da konnte ich sogar beobachten, daß nach Ablauf einer Differentialmitose sich in der ruhenden Oogonie beide chromatischen Bestandteile des Kerns überhaupt nicht berührten (GIARDINA,

fig. 32). Solche Bilder konnten natürlich leicht eine richtige Kernknospfung vortäuschen. Wir werden später sehen, daß ähnliche abnorme Erscheinungen zu gewissen Zeiten fast regelmäßig in den Ovarien der Dytisciden anzutreffen sind.

Die aus der 1. Differentialteilung hervorgegangene Oogonie und Nährzelle sind aber keine vollständig getrennten Zellelemente, sondern beide bleiben an einer Stelle, welche durch die Lage des Spindelrestes gekennzeichnet ist, im Zusammenhang. Auf diese cytoplasmatische Verbindung, welche die erste der später so wichtigen Kommunikationen zwischen Ei- und Nährzellen bildet, werde ich bei der Beschreibung der Rosette genauer eingehen. Da die nun folgenden Differentialmitosen für *Dytiscus* von GIARDINA bereits eingehend beschrieben und durch Figuren erläutert sind und ich im wesentlichen die gleichen Bilder erhalten habe, beschränke ich mich darauf, im Folgenden bezüglich der Nährzellbildung nur die Befunde bei *Colymbetes fuscus* zu beschreiben.

Die Oogonie und mit ihr die zugehörige Nährzelle beginnen nun gleichzeitig von neuem den mitotischen Prozeß. Im Oogonienkern wiederholen sich genau dieselben Vorgänge wie bei der 1. Differentialmitose. Die beiden Chromatinbezirke sind also bereits differenziert. Aus dem Chromatinnetz der einen Kernhälfte bildet sich sofort die typische Äquatorialplatte. Die granuliert bzw. vacuolisierte Masse legt sich wieder als kontinuierlicher Ring um die Kernspindel. Im Nährzellkern findet, wie bei gewöhnlichen Mitosen, eine normale Caryokinese statt. Die Figg. 29 u. 30 sind Metaphasen der 2. Differentialmitose bei *Colymbetes*. Fig. 31 zeigt dasselbe Stadium bei *Dytiscus*. In den Figg. 32–34 sehen wir Stadien der Anaphase von *Colymbetes*, wobei die Lagebeziehungen der Nährzellen zur Oogonie von besonderem Interesse sind. Die eine Nährzelle, die direkt aus der Oogonie entstanden ist, muß nämlich wieder eine Wanderung nach dem mit dem Spindelrest versehenen Eipol vornehmen, und die beiden Tochterzellen, die aus der 1. Nährzelle hervorgegangen sind, erfahren ebenfalls eine kleine Umordnung. Zuletzt finden wir alle 3 Nährzellen an derselben Stelle am Spindelrestpol mit der Oogonie in Verbindung. Das Endergebnis der 2. Differentialmitose ist also eine Gruppe von 4 Zellen, bestehend aus der Oogonie und den 3 damit verbundenen Nährzellen. So entsteht das Bild einer Rosette, wie wir sie in den folgenden Figg. 35–37 bereits in einem neuen Teilungsprozeß antreffen. Sämtliche Zellen machen also wieder eine

Caryokinese durch, wobei die Oogonie sich differentialmitotisch, die Nährzellen sich einfach mitotisch teilen. Da die Vorgänge im Grunde genau dieselben sind wie bei der 1. und 2. Differentialmitose, erübrigt hier eine eingehende Beschreibung, zumal in den Abbildungen diese Verhältnisse deutlich zum Ausdruck kommen. Fig. 35 u. 36 zeigen Rosetten im Stadium der 3. Differentialmitose. Fig. 37 stellt 2 solcher Stadien dar, welche auf demselben Schnitt nebeneinander zu sehen sind. Durch Umordnung der aus der vollendeten Teilung resultierenden Tochterelemente entsteht wieder eine neue Rosette. Diese enthält 1 Oogonie und 7 Nährzellen. Eine Nährzelle entspricht der Differentialteilung der Oogonie, die übrigen 6 Zellen sind Tochterelemente aus den 3 bereits vorhandenen Nährzellen. Sämtliche Nährzellen sind zuletzt wieder durch den Spindelrest mit der Oogonie vereinigt.

Darauf erfolgt die 4. und letzte Differentialteilung. Die 7 Nährzellen teilen sich gleichzeitig in 14 Tochterzellen, die Oogonie teilt sich wiederum differentialmitotisch und liefert die 15. Nährzelle, so daß wir am Ende dieser Mitose eine Gruppe von 16 Zellen erhalten. Zuerst liegen die Nährzellen wieder in völliger Unordnung um die Oogonie herum, ordnen sich aber schließlich ebenfalls zur typischen Rosette. Die Figg. 38—41 veranschaulichen den Vorgang der 4. Differentialmitose. In Fig. 38 u. 39 sind je 2 Nährzellen, die nicht auf demselben Schnitt sichtbar waren, durch einen einfachen Kontur dargestellt. Fig. 40a u. b zeigt 2 zusammengehörige Gruppen einer 4. Differentialteilung. In der Gruppe a erkennen wir den kontinuierlichen Chromatinring und die Äquatorialplatte von einem Pol aus. Die Nährzellen α und β sind identisch mit den durch die gleichen Buchstaben bezeichneten Zellen der Gruppe b. Fig. 41 stellt ein weiter vorgeschrittenes Stadium dar. Diese unregelmäßige Zellengruppe wurde aus 3 aufeinanderfolgenden Schnitten kombiniert. In der Mitte liegt die Oogonie mit der chromatischen Masse und dem Hauptspindelrest. Die Tochter Nährzellen sind noch sämtlich durch äquatoriale Spindelfäden in der Teilungsebene miteinander verbunden. Durch eine abermalige Umordnung bildet sich die Endrosette, die also schließlich aus einer Oogonie und 15 dazugehörigen Nährzellen zusammengesetzt ist. Eine weitere Teilung dieser Rosette erfolgt nicht mehr, sondern die Oocyte tritt nun in die Periode des Wachstums ein, wobei die Nährzellen, ihrer Funktion gemäß, eine bedeutende Rolle spielen, wie wir im 2. Teil dieser Abhandlung sehen werden.

Folgendes Schema von GIARDINA veranschaulicht den ganzen Prozeß der 4 aufeinanderfolgenden Differentialmitosen bei den Dytisciden:

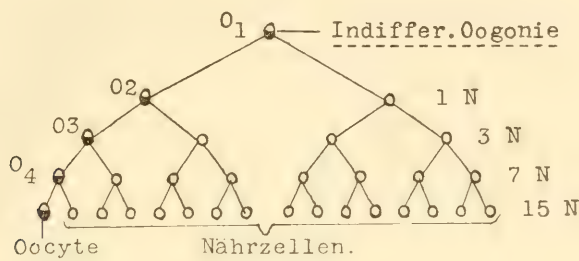


Fig. A.

Von besonderem Interesse während der caryokinetischen Vorgänge in der Endkammer ist das Verhalten der Chromosomen. Wir konstatieren nämlich, daß bei allen Dytisciden (*Dytiscus*, *Colymbetes*, *Acilius*) die Anzahl der Chromosomen in den Differentialmitosen die gleiche ist wie bei den frühern Multiplikationsteilungen, daß also, obwohl mehr als die Hälfte des Chromatins zum Aufbau des chromatischen Ringes verwendet wurde, nicht weniger Chromosomen in der Äquatorialplatte auftreten, als man nach der Individualitätstheorie der Chromosomen annehmen müßte. Wir haben aber bereits bei der Differenzierung des chromatischen Halbmondes gesehen, daß die Körnchenmasse eine von der der eigentlichen Chromosomen qualitativ verschiedene chromatische Substanz enthält und daß somit die Konstanz der Anzahl der Chromosomen während der Differentialmitose gerade eine Bestätigung der Individualitätstheorie ist. Auf den Einwand GIARDINA's gegen die Individualitätstheorie und die Entgegnung BOVERI's werde ich später noch ausführlicher eingehen.

C. Die Rosette.

Der Ausgangspunkt für die Entstehung der Rosette ist die 2. Differentialmitose. Wir sahen, daß schon nach Beendigung der 1. Differentialteilung die Nährzelle eine Wanderung nach dem mit dem Spindelrest versehenen Eipol vornehmen mußte und

daß eine Vereinigung und Verschmelzung der neuen Spindelfäden mit dem alten Restkörper erfolgte. Durch die äquatoriale Vereinigung der Spindelfäden entsteht, wie bei den Multiplikationsmitosen, in der Teilungsebene ein neuer Plasmakörper, der sich bei der Wanderung der Zelle nach dem andern Pol etwas verlängert und zuweilen in Form eines Stielchens dem alten Spindelrest anfügt. Der letztere bleibt also während der Differentialmitosen unverändert an einem bestimmten Pol der Oogonie liegen und wächst bei jeder folgenden Teilung auf Kosten der äquatorialen Kernspindel.

Am Ende der 2. Differentialmitose tritt der Prozeß der Umordnung der Nährzellen noch viel deutlicher zutage. Die Figg. 32—34 zeigen diese Verhältnisse. 2 Nährzellen sind Tochterelemente der 1. Nährzelle, eine ist durch die Differentialteilung aus der Oogonie entstanden. Wie aus den Abbildungen ersichtlich, kann die Lage dieser letztern Nährzelle sehr verschieden sein. Meistens (Fig. 32 u. 34) finden wir sie an dem Pol, welcher dem Spindelrest gerade entgegengesetzt ist. Während des Ruhestadiums tritt auch hier eine bemerkenswerte Dislokation aller 4 Zellen ein. Es entsteht die typische Rosette. Die eine Nährzelle wandert wieder zum Spindelrest, die beiden andern ändern ihre Lage derart, daß jede mit dem Spindelrest und damit auch mit der Oogonie in Verbindung bleibt. Der Spindelrest (Fig. 35—37) nimmt zuletzt die Mitte der Rosette ein und stellt auf diese Weise eine plasmatische Brücke zwischen der Oogonie und den Nährzellen her.

Nach der 3. Differentialteilung ist die Ordnung der Zellen wieder vollständig verändert. Aber wiederum erfolgt eine bestimmte Umlagerung der 8 Tochterzellen zur Rosette. Wir beobachten hierbei im wesentlichen die gleichen Erscheinungen der Wanderung und Umordnung wie bei der vorhergehenden Differentialmitose. Zuletzt stehen wieder die 7 Nährzellen am Spindelrestpol (Fig. 38—39) mit der Oogonie in Verbindung. Hier und da kann man sogar den 3 Differentialteilungen entsprechend 3 kurze Stielchen erkennen, welche gemeinsam in den Spindelrest verlaufen.

In der letzten Differentialmitose sehen wir ein regelloses Durcheinander in der Lage der 16 Tochterelemente (s. Fig. 41). Es tritt jedoch, wie vorher, allmählich wieder die Ordnung zur Rosette ein. So entstehen durch die 4 aufeinanderfolgenden Teilungen der Oogonie 4 direkte Brücken zu den Nährzellen, und manchmal erkennen wir noch die 4 zugehörigen Nährzellengruppen. In der endgültigen Rosette sind aber nicht nur 4, sondern alle 15 Nähr-

zellen sowohl teilweise unter sich als mit der Eizelle verbunden. Fig. 43—46 zeigen solche Stadien, wobei allerdings nur die zur Oocyte gehörigen Nährzellen abgebildet wurden, welche auf demselben Schnitt sichtbar waren. Die Nährzellen teilen sich nämlich, wie die Oogonie, nicht ganz durch, sondern die Plasmateilung, die von der Peripherie nach dem Zentrum fortschreitet, hört an einem gewissen Punkte auf, so daß die Zellen von gleicher Herkunft nach der Mitte der Rosette auf kurze Strecken vereinigt bleiben.

Der Spindelrest, der in diesem Stadium seinen größten Umfang erreicht, nimmt nach den Nährzellen hin eine verlängerte Gestalt an und geht direkt in die Stielchen der Nährzellen über. Sehr häufig sehen wir noch in der Rosette 2 Hauptstämmchen, welche durch Verschmelzung der ursprünglichen 4 Stielchen entstanden sind, direkt in den Spindelrest verlaufen. Ihnen entsprechen 2 Nährzellengruppen. Die eine besteht aus Abkömmlingen der 1. Nährzelle, also 8 Zellen, die andere Gruppe wird anscheinend durch Vereinigung der Nährzellen der 3 letzten Differentialmitosen und deren Teilungsprodukte gebildet. Die Figg. 38, 39, 40 u. 42 zeigen diese beiden Stiele quer getroffen.

Bald verschwinden jedoch diese Zeichen der Zusammengehörigkeit, oder sie sind wenigstens äußerlich nicht mehr wahrzunehmen, und die Rosette bekommt ihre Endform. Oft sind die Rosetten traubenförmig, wie in Fig. 43 u. 44, wo die Nährzellen zum Teil mit langen Stielchen versehen sind, die sich in dem Spindelrest vereinigen. Während in diesen beiden Rosetten der Spindelrest etwas aus dem Plasmaverband der Oocyte herausgetreten ist, erkennen wir ihn in andern Rosetten noch eine Zeitlang deutlich als zirkumskripten Körper innerhalb des Eiplasmas (s. Fig. 45). Stets bildet er die Brücke zwischen Eizelle und Nährzellen und setzt sich kontinuierlich in den Stiel und in die Stielchen der letztern fort. (Man vergleiche auch hier die figg. 54—60 bei GIARDINA.) Zuweilen inserieren sich aber auch die Nährzellen direkt an der Eizelle, und außerdem sind alle möglichen Übergangsformen vorhanden. In Fig. 46—48 sehen wir neben den Lagebeziehungen der Zellen zueinander zugleich Veränderungen im Nährzellkern, auf welche ich im 2. Teil dieser Arbeit noch zurückkommen werde. Fig. 48 stellt ein etwas älteres Rosettenstadium dar. Hierbei zeigt sich, daß zwischen Nährzellen und Eizelle ein breiter plasmatischer Übergang besteht und daß die Zellen nur nach der Peripherie der

Rosette eine deutliche Abgrenzung aufweisen. Solche Bilder wie die zuletzt beschriebenen berechtigen uns, den ganzen Differenzierungsprozeß in Ei- und Nährzellen als einen Knospungsprozeß aufzufassen, bei dem die Kerne auf differentialmitotischem Wege aus dem Kern der indifferenten Oogonie entstehen.

Die Rosette läßt stets eine bestimmte Orientierung erkennen. Eine durch das Keimbläschen und den Spindelrest gedachte Linie stellt die Polaritätsachse der Rosette dar und stimmt mit der künftigen Längsachse des Eies überein, wie wir dies schon in der Oogonie fanden. Die Rosetten, die im hintern Abschnitt der Endkammer regellos durcheinander liegen, ordnen sich beim Herabtreten in die Eiröhre derart, daß immer die Eizelle den Nährzellen vorangeht.

Nach GIARDINA gehen alle Rosetten, welche nicht von vornherein in der Längsachse der Eiröhre orientiert sind, bei der weiteren Entwicklung zugrunde. Diese Beobachtung erscheint in der Tat beachtenswert, denn wir finden nicht selten in normalen Endkammern einzelne Rosetten, die eine andere Orientierung aufweisen, in Degeneration begriffen. GIARDINA sagt: Diese regelmäßige Ordnung, welche sich später in der Eiröhre findet, ist nicht, wie man glauben könnte, einer Drehung der Rosetten zu danken, sondern der vollständigen Zerstörung derjenigen Rosetten, deren ursprüngliche Lage von der endgültigen verschieden war.

Der Satz also formuliert erscheint mir nach eignen Beobachtungen nicht ganz einwandfrei. Denn wenn wirklich alle Rosetten, die in der Endkammer anders orientiert sind als später in der Eiröhre, zugrunde gehen sollten, müßte normalerweise wohl der größte Teil der Rosetten der Degeneration anheimfallen. Dies scheint mir jedoch als zu weit gehend. Es liegt zwar auf der Hand, daß diejenigen Rosetten, die von vornherein richtig orientiert sind, bessere Existenzbedingungen haben werden als die anders orientierten, die eventuell eine Drehung vornehmen müssen. Bestimmt glaube ich aber, daß alle Rosetten, die eine völlig umgekehrte Orientierung zeigen, nicht mehr zur weiteren Entwicklung kommen. Diese degenerativen Vorgänge werde ich im folgenden Abschnitt mit andern pathologischen Erscheinungen in der Endkammer noch etwas genauer erörtern.

D. Pathologische Prozesse in der Endkammer und ihre Beziehungen zur ältern Literatur.

Zum Schlusse dieser Beschreibung will ich versuchen, eine Erklärung dafür zu geben, wie es möglich war, daß so viele bedeutende Forscher die interessanten Befunde der Differentialmitosen übersehen konnten.

Hier kommt hauptsächlich der Umstand in Betracht, daß die Ovarien der Dytisciden nicht zu jeder Jahreszeit diese charakteristisch differentialmitotischen Stadien aufweisen, welche natürlicherweise allein eine Lösung dieser Frage ermöglichen.

Wir beobachten nämlich, daß zu gewissen Zeiten eine vollständige Ruheperiode in der Eibildung statt hat. Dies scheint hauptsächlich dann der Fall zu sein, wenn die Ovarien mit reifen Eiern erfüllt sind. Hierbei ist die Endkammer häufig nur noch ein Rudiment, und die ganze Eiröhre enthält nur ein einziges oder mehrere große Eier. Ebenso sah ich in den Ovarien von *Colymbetes*, die ich in den Monaten November und Dezember untersuchte, völlige Degeneration der Elemente der Endkammer, während in der eigentlichen Eiröhre ein lebhaftes Wachstum der Eizellen erfolgte. Es ist klar, daß, wenn an solchen Ovarien eine Untersuchung vorgenommen wurde, sich natürlich andere Bilder ergaben, die zu andern Schlüssen führen mußten. Und so bin ich denn mit GIARDINA überzeugt, daß eine größere Anzahl der Forscher, welche dieselbe Meinung wie KORSCHOLT geäußert haben, wahrscheinlich mehr durch Mangel an passenden Stadien als durch oberflächliche Beobachtung getäuscht wurden.

Aus den zahlreichen Figuren KORSCHOLT's kann man sogar schließen, daß er wohl nie eine Caryokinese in der Endkammer von *Dytiscus* beobachtet hat, weil er sich vielleicht auf die Untersuchung zu reifer Ovarien beschränkte. Er beschreibt selbst in einigen jungen Eizellen von *Dytiscus* kugelförmige Anhäufungen und allerlei andere merkwürdige Formen von chromatischer Substanz, deren Ursprung er sich „trotz aller aufgewandten Mühe“ nicht erklären konnte. Zweifellos handelt es sich dabei um die chromatische Masse ruhender Oogonienkerne, teilweise aber auch um pathologische Prozesse, die wir so häufig in den Ovarien der Dytisciden antreffen.

Es würde jedoch zu weit führen, sämtliche anormalen Erscheinungen, denen wir in der Eiröhre begegnen, in den Rahmen

dieser Arbeit hineinzuziehen. Ich werde mich daher im Folgenden darauf beschränken, einige der auffälligsten Anomalien der Endkammer und ihrer Elemente hervorzuheben.

Schon in der normalen Endkammer finden wir, wie bereits früher erörtert, regelmäßig Degenerationserscheinungen, welche durch den Zerfall derjenigen Rosetten bedingt werden, die eine von der Längsachse der Eiröhre stark abweichende Orientierung zeigen. Solche Rosetten erfahren allerlei Umwandlungen. Das Chromatin ihrer Kerne konfluert zu ebensovielen homogenen Kugeln, die bald mehr für Kern-, bald mehr für Plasmafarben empfänglich sind. Schließlich lösen sich diese kugligen Bildungen in eine Anzahl kleinerer Körner und Körnchen auf und werden durch Resorption von den umgebenden Zellen quasi als Nährmaterial verwendet. Fig. 49 stellt eine in Degeneration begriffene Rosette dar, welche uns diese Verhältnisse deutlich erkennen läßt.

Solche und ähnliche Degenerationserscheinungen treten uns in den Ovarien, die keine Mitosen zeigen, fast ausschließlich entgegen. Bei *Colymbetes* fand ich nicht selten die ganze Endkammer, ja manchmal sogar ganze Eiröhren in Degeneration. Wir sehen daraus, daß wir unter solchen Umständen zu verschiedenen Zeiten vollständig verschiedene Bilder von der Endkammer erhalten. So beobachtete WILL bereits früher bei *Dytiscus* in einem Mai-Ovarium eine helle und eine dunkle Zone in der Endkammer (vgl. a u. b in Fig. 1). Der helle Abschnitt entspricht der vordern Portion der Endkammer, der dunklere Teil, der häufig durch eine einfache Epithellage (ϵ) von dem vorhergehenden getrennt ist, zeigt alte Rosetten, deren Plasma intensiv gefärbt ist. Meist finden wir dann, gerade an der Grenze zwischen beiden Zonen, in dem hellen Teile lebhaft Kernteilung. Diese obere Region der Endkammer stellt, wie bereits WILL richtig erkannt hat, nichts anderes als eine junge Eibildungszone dar, während die untere dunkle Zone sowie alle Eizellen und Nährzellen der Eiröhre in diesen Ovarien sehr wahrscheinlich der Degeneration anheimfallen. Die helle Zone kann also als normaler Kammerabschnitt angesehen werden, da wir hier bereits alle Stadien sowohl der Multiplikationsmitosen als der charakteristischen Differentialteilungen vorfinden. Wenn wir die Figur von WILL vom Jahre 1886 aufmerksam betrachten, sehen wir in Zone a sowohl einige caryokinetische Prozesse indifferenter Oogonien (α) als die Differenzierung in die beiden Chromatinbereiche im Oogonienkern (β). Ferner bemerken wir eine Differential-

mitose, wobei in der Oogonie der chromatische Ring deutlich über dem einen Pol sichtbar ist (γ). Dann unmittelbar an der Grenze zwischen beiden Zonen liegt eine eigentümliche Zelle (δ). In einem einheitlichen Plasma treffen wir eine von einem hellen Hofe umgebene homogene Chromatinkugel und daneben einen länglichen anscheinend normalen Kern. Dies ist nichts anderes als eine abnorme, degenerierende Rosette. Fig. 50 veranschaulicht einen ähnlichen Fall, wie ich ihn sehr häufig auch an normalen Endkammern von *Dytiscus* und *Colymbetes* zu Gesicht bekam. Die homogene Kugel stellt den degenerierten Oogonienkern mit der chromatischen Masse dar, während der eigentliche Kern durch Verschmelzung einiger nebeneinander gelegener Nährzellkerne entstanden ist. In der bei stärkster Vergrößerung entworfenen Figur ist dieses Verhalten noch deutlich zu erkennen. Die Einkerbungen an der Kernperipherie zeigen noch zum Teil die ursprünglichen Kernmembranen. Da wo die Nährzellkerne sich berührten, schwand die Membran, und so bildete sich allmählich dieser einheitliche Kern. Ich werde später nochmals auf diese abnormen Rosetten zurückkommen.

Eine eigentümliche, jedenfalls auch anormale Erscheinung beobachtete ich ferner in einem Ovarium von *Dytiscus latissimus* (Monat Mai). Hier zeigte sich nämlich fast in allen Eiröhren zwischen Kammer und der eigentlichen Tube ein förmlicher Epithelpfropf (Fig. 1b). Dieser ist jedenfalls entstanden durch eine Zellproliferation der einfachen Epithellage (Fig. 1a), die wir häufig zwischen der oben beschriebenen hellen und dunklen Zone beobachten konnten. In der Kammer sehen wir wieder normale Mitosen und Differentialmitosen, während in der Eiröhre allerhand degenerative Prozesse, besonders am Keimbläschen, sich abspielen.

Nun noch einige Bemerkungen über die abnormen Differentialmitosen und Rosetten, wie sie sich uns besonders in den mit reifen Eiern erfüllten Ovarien darbieten. In solchen Endkammern finden wir im Gegensatz zu den Novemberovarien immer noch mitotische Vorgänge. Wir sehen nicht selten sehr schöne Caryokinesen, wobei uns aber in den Differentialmitosen stets aberrante Bilder entgegentreten. Die chromatische Masse ist nämlich fast niemals als kontinuierlicher Ring ausgebildet, sondern zeigt alle möglichen Abweichungen. Bald finden wir eine kuglige, bald eine sattelförmige Masse statt des Ringes während der Differentialmitose im Äquator der Oogonie. Die Kernspindel ist dabei meist normal ausgebildet, wie aus den Figg. 51 u. 52 ersichtlich.

Es zeigt sich auch sehr oft, daß das Plasma der Oögonie nicht gleichen Schritt hält mit der Kernteilung oder daß die Plasmateilung überhaupt völlig unterbleibt, vielleicht weil Platzmangel in der Endkammer vorhanden ist. Es liegt auf der Hand, daß durch derartige mitotische Vorgänge abnorme Rosetten entstehen müssen. Und so sehen wir nicht selten in einem einheitlichen Protoplasma den Oögonienkern mit mehreren Nährzellkernen zusammen. Ein derartiges abweichendes Bild stellt die Rosette in Fig. 53 dar. Es zeigt sich hierbei auch stellenweise jene Verschmelzung von Nährzellkernen, wie ich sie bereits in Fig. 50 beschrieben habe.

Nun kommt es sogar zuweilen vor, daß solche anormalen, dem sichern Untergang geweihten Rosetten sich nochmals teilen. Auf diese Weise entstehen sehr interessante mitotische Bilder. In dem gemeinsamen Cytoplasma erkennen wir mehrere Centrosomenstrahlungen und entsprechend auch mehrere Äquatorialplatten. Jedes Centrosoma steht in Beziehung zu 2 Kernspindeln. GIARDINA, der diese abnormen Mitosen ebenfalls bei *Dytiscus* beobachtete, bezeichnet diesen Teilungsprozeß als ein Zwischenstadium der wahren multipolaren und der multipolaren bipolaren Mitose. Die Figg. 54—58 zeigen solche abnorme Teilungsprozesse. Die Mitosen in Fig. 54 u. 55, die aus jungen Rosettenstadien hervorgegangen sind, bieten noch ziemlich einfache Verhältnisse. Im letztern Falle stoßen 3 Äquatorialplatten im Zentrum der Figur aneinander und bilden so ein annähernd regelmäßiges dreiarmliges chromatisches Kreuz. Außerdem ist hier die epitheliale Umkleidung schöner als in normalen Rosetten zu sehen. Ebenso ist die Tunica der Endkammer, die an dieser Stelle deutlich hervortrat, mit eingezeichnet. Die 3 folgenden Abbildungen sind etwas komplizierter. Die Figg. 56 u. 57 gehören zusammen und stellen 2 aufeinanderfolgende Schnitte dar. Auf jedem Schnitt erkennen wir in einem gemeinsamen Plasma 3 Polstrahlungen, ferner die chromatische Masse und in der einen Figur auch den Spindelrest. In Fig. 58 sind sogar 4 Centrosomenstrahlungen sichtbar und auch entsprechende Äquatorialplatten ausgebildet. Die chromatische Masse erstreckt sich hier als langes Band etwa im Äquator, aber außerhalb der Spindel, durch den ganzen Zelleib. Ferner beobachten wir regelmäßig bei allen diesen multipolaren Caryokinesen in der Nähe der umgebenden Membran innerhalb des Plasmas in Auflösung begriffene chromatische Körnchen, welche auf den Untergang von Kernelementen hindeuten.

Neben diesen abnormen Mitosen und Rosetten finden sich in diesen Endkammern noch alle möglichen Anomalien und Degenerationserscheinungen sowie Zerfallprodukte von Oogonien und Rosetten, deren Beschreibung in dem Rahmen dieser Arbeit jedoch zu weit führen würde.

E. Bemerkungen zur Literatur.

Von besonderem Interesse in der Frage des Ursprungs der verschiedenen Zellenelemente des Insectenovariums ist die Arbeit von WILL „Über die Entstehung der Eizelle und der Nährzellen bei *Colymbetes fuscus*“ (1886).

Im Gegensatz zu der herrschenden, insbesondere von CLAUS, LUDWIG, LEYDIG usw. vertretenen Lehre, nach der die 3 verschiedenen Elemente der Insectenovarien durchaus gleichen Ursprungs und aus denselben Keimzellen hervorgegangen seien, die sich nur nach verschiedenen Richtungen hin differenzierten, stellte WILL zum erstenmal fest, daß die Nährzellen aus den Primordial-eiern bzw. Ooblasten entstehen. Es unterliegt keinerlei Zweifel, daß die WILL'schen Beobachtungen und die aus denselben abgeleiteten Folgerungen im wesentlichen richtig waren, daß WILL demnach der Erste ist, der den genetischen Zusammenhang von Eizelle und Nährzellen aufgedeckt hat.

Wenn WILL den Vorgang der Differenzierung der Eizelle und der Nährzelle als Knospungsprozeß aufgefaßt und beschrieben hat, so ist das eine Anschauungsweise, der im Hinblick auf die ungleichen Teilprodukte der Oogonie, ferner mit Rücksicht auf die Tatsache, daß normalerweise sämtliche Nährzellen mit der Oogonie in Zusammenhang bleiben, auch heute noch eine volle Berechtigung zukommt. Wenn wir ferner in Betracht ziehen, daß neben normalen Rosetten regelmäßig abnorme mit Oogonienkern und mehreren Nährzellkernen in einem gemeinsamen Cytoplasma zu finden sind, die allerdings der Degeneration anheimfallen, so haben wir durchaus das Bild einer Knospung vor uns.

Anders liegen jedoch die Verhältnisse in bezug auf den Ursprung der Nährzellkerne. Wenn WILL auch diese durch einen Knospungsvorgang von dem Oogonienkern herleitet, so wurde er bei dem Fehlen der entsprechenden Mitosen in seinen Präparaten mit Notwendigkeit zu dieser irrthümlichen Ansicht geführt, welche noch durch

die vorher von ihm beobachteten Stadien der Sonderung in die beiden Chromatinbezirke im Oogonienkern bekräftigt wurde.¹⁾

Wenn die Ergebnisse WILL's trotz der Beachtung derselben bei ihrer Publikation dennoch keine nachhaltige Anerkennung finden konnten, ist dies wohl hauptsächlich dem Umstande zuzuschreiben, daß sehr bald nach WILL die Arbeit KORSCHOLT's über die Eibildung der Insecten erschien, der offenbar nichts von den auffallenden von WILL beschriebenen Bildern gesehen hat, so daß bei diesem negativen Ergebnis WILL's Aussicht versprechende Auffassung dauernd widerlegt und die alte lieb gewordene Anschauung von der einheitlichen Abstammung aller drei Elemente des Insecten-ovariums durch KORSCHOLT glänzend gerettet schien. So gründlich glaubte offenbar der Marburger Forscher WILL widerlegt zu haben, daß er in seinem großen Handbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte, in dem ein größerer Abschnitt auch die Eibildung behandelt, es selbst nicht mehr für notwendig gefunden hat, die Arbeit WILL's in dem Literaturverzeichnis aufzuführen.

Nur SABATIER und PÉREZ nehmen Bezug auf die Arbeit WILL's. SABATIER (50) glaubte, daß das Ovulum (bei *Forficula* und *Dytiscus*) durch Endogenie und ohne daß die Autonomie des Keimbläschens angetastet wird, die Kerne der Follikelepithelzellen und darauf die größern Kerne der Nährzellen hervorbringe.

PÉREZ (45) dagegen ist der Ansicht, daß nach seinen Untersuchungen bei Lepidopteren das Primordialei durch Endogenie eine gewisse Anzahl von Zellen erzeuge, die nicht durch Ausstoßung frei würden, sondern durch Zugrundegehen der Mutterzellen und daher nicht Tochterzellen, sondern Schwesterzellen des Eies seien. Die definitive Zahl der Nährzellen sei also bereits im Innern der Mutterzelle festgelegt und für jede Species konstant.

Nach diesen beiden Forschern war es erst wieder GIARDINA, der die Arbeit WILL's in das richtige Licht gerückt hat. Wie aus der Abhandlung des italienischen Autors, so geht auch aus meinen Untersuchungen hervor, daß die von WILL am Ooblastenkern von *Colymbetes* gemachten Beobachtungen von dem Verschwinden

1) Daß WILL auch die Follikelepithelzellen aus dem Eikern hervorgehen ließ, ist eine Täuschung, die bei deren eigentümlichen Lagebeziehungen zur Oogonie sehr leicht eintreten konnte, wie ich bereits früher hervorgehoben habe.

des Kernsaftes und der Umwandlung des Kerns in eine homogene Chromatinmasse sich zweifellos auf die differenzierte chromatische Masse im Oogonienkern beziehen und die beschriebenen Knospungen nichts anderes als die Anaphasen der Oogonienkerne bei den Differentialmitosen darstellen.

Was WILL als Kernknospe beschrieben hat, zeigt körnige Struktur, während der übrige Teil des Kerns homogen ist. Wir sehen darin eine Bestätigung der charakteristischen Differenzierung in die beiden Chromatinbereiche im Oogonienkern. Ich verweise hier auf Fig. 1 u. 1a, die mir von Herrn Prof. WILL gütigst zur Publikation überlassen wurden.

Aus allen seinen Beschreibungen und Figuren geht klar hervor, daß WILL allein das Verdienst hat, den Differenzierungsvorgang bei der Entstehung der Eizelle und der Nährzellen zum erstenmal beobachtet und von dem Prozeß der Eibildung ein für die damalige Zeit in seinen Grundlinien so zutreffendes Bild entworfen hat, daß es dem, wie es durch die Untersuchungen GIARDINA's und meine eignen Beobachtungen heute festgestellt ist, sehr nahe kommt.

Mit welcher Zähigkeit einige Forscher an der von KORSCHOLT verfochtenen alten Ansicht festhalten, geht aus einigen Arbeiten neuern Datums hervor. Ich denke hier besonders an PAULCKE (44) und GROSS (17). Beide geben vor, was den Ursprung der Eizelle und der Nährzellen anbelangt, die Befunde KORSCHOLT's zu bestätigen, obwohl aus ihren tatsächlichen Beobachtungen und Beschreibungen ganz andere Schlüsse zu ziehen wären. In einer spätern Arbeit (1903) hat übrigens GROSS (18) bezüglich des Ursprungs der Epithelzellen seine Ansicht im Sinne von HERMONS und GIARDINA geändert. Ich will hier nur auf die Arbeit PAULCKE's über die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin (*Apis mellifica*) (1900) etwas näher eingehen. Die Kritik GIARDINA's über die Befunde PAULCKE's kann ich nach meinem Urteil nur akzeptieren. PAULCKE behauptet nämlich, daß sich bezüglich des Ursprungs der verschiedenen Zellelemente des Ovariums seine Resultate mit denen von KORSCHOLT decken. Nichtsdestoweniger beschreibt er aber, daß er die Epithelzellen bereits differenziert vorfindet, und spricht ferner die Vermutung aus, daß wahrscheinlich die Oogonie durch aufeinanderfolgende Teilungen die Eizelle mit den zugehörigen Nährzellen hervorbringe. Damit äußert PAULCKE eine Ansicht, wie wir sie bei den Dytisciden verwirklicht finden, und er widerspricht sich

zugleich selbst, wenn er zuerst zugibt, daß seine Resultate mit denen von KORSCHOLT übereinstimmen. GIARDINA bemerkt dazu: „Der Autor wird mir erlauben zu bemerken, daß seine Behauptungen leere Worte, aber keine Tatsachen sind.“

Da PAULCKE doppelkernige Zellen in der Endkammer beobachtet und keine Mitosen sieht, schließt er daraus, daß es sich bei den Teilungen um amitotische Prozesse handelt. Er spricht dies jedoch alles mit der größten Zurückhaltung aus, weil er die hypothetische Natur seiner Behauptungen erkennt. Die beschriebenen Synapsisstadien, in denen sich das Chromatin des Kerns an einem Pol verdichtet, können nur als Ruhestadien der Oogonienkerne in der Differenzierungsperiode gedeutet werden. PAULCKE unterscheidet das Keimbläschen von den Kernen der Nährzellen durch ein stark exzentrisch liegendes geballtes Chromatin. Nach diesen Beobachtungen können wir mit großer Wahrscheinlichkeit auch im Ovarium der Bienenkönigin Differentialmitosen vermuten.

GIARDINA zieht den Schluß, daß die Differenzierung der Eizelle und der Nährzellen bei allen Insecten ähnlich verlaufe wie bei *Dytiscus*.

Meine eignen Untersuchungen haben ergeben, daß diese Vermutung für die ganze Klasse der Dytisciden zutrifft, und sind somit in erster Linie eine Bestätigung der Befunde GIARDINA'S. Wie aus einzelnen in der Literatur bekannten Beobachtungen hervorgeht, glaube ich mit GIARDINA schließen zu dürfen, daß Differentialmitosen auch in der Oogenese anderer Tiergruppen, wenn auch in etwas veränderter Form, vorkommen.

Ich erinnere nur an die Synapsisstadien, die hier und da in Eizellkernen beschrieben wurden. VAL. HAECKER (20) (1895) beobachtete bei dem Copepoden *Canthocamptus* im Ovarium ebenfalls Synapsis zugleich mit mitotischen Prozessen. Er hält die Synapsis für das Spiremstadium der letzten Teilung der Oogonie, die darauf die Eizelle und die Nährzelle hervorbringe (GIARDINA).

Ähnliche Verhältnisse findet WOLTERECK (60) (1898) bei dem Ostracoden *Cypris*. Er beschreibt gleichfalls Synapsisstadien, die er jedoch nicht wie HAECKER für abgelaufene Caryokinesen, sondern für vollendete Mitosen hält. Aber interessant ist dabei die Tatsache, daß gerade nach diesem Stadium auch hier die Differenzierung von Eizelle und Nährzelle erfolgt.

HAECKER (22) vergleicht in einer spätern Arbeit (1899) die Synapsisphase bei den Copepoden mit der Synapsis am Bienen-ei, indem er sich auf die Beobachtungen von PAULCKE bezieht, und sagt, daß die 1. Differenzierung von Ei- und Nährzellen in diesem Stadium vor sich gehe. Er vermutet, daß, wenn sich in dem Stadium der Synapsis wirklich einmal eine Zellteilung bestätigen sollte, es sich dabei nicht um eine gewöhnliche, sondern um eine Differentialmitose handeln müßte.

Gerade diese Befunde von Synapsis haben, nach GIARDINA und meiner eignen Überzeugung, keine andere Bedeutung als bei den Dytisciden. Die Synapsis stellt offenbar auch hier eine Scheidung des Chromatins in die beiden charakteristischen Hälften dar. Die eine Zone wird auf mitotischem Wege der Eizelle und der Nährzelle mitgeteilt, die andere Region, die das in Synapsis befindliche Chromatin enthält, geht wahrscheinlich in toto in die Eizelle, so daß wir auch bei andern Arthropoden eine bemerkenswerte Übereinstimmung mit der Eibildung bei den Dytisciden vor uns hätten.

Fassen wir die charakteristischen Erscheinungen der Differentialmitosen der Dytisciden zusammen, so bestehen sie einmal in der Scheidung des Chromatins des Oogonienkerns in die beiden Kernbereiche (Synapsis), sodann in der ganz verschiedenen morphologischen und physiologischen Rolle, welche den beiden Kernzonen zukommt. Die eine, die eigentlichen Chromosomen umfassende Kernhälfte bildet die Kernfigur der sich teilenden Oogonie, während die andere Kernhälfte, anfangs meist halbmondförmig, zu dem chromatischen Ring wird, der die Kernspindel umgibt und sich jedenfalls zuerst immer genau in der Teilungsebene einstellt, dann aber dem einen Pol zuwandert, um in jene Tochterzelle einzutreten, welche den Spindelrest enthält und zum Ei wird, so daß die ursprünglich in der Oogonie vorhandene chromatische Substanz in ungleicher Weise auf die Tochterzellen verteilt wird.

Welche Kräfte diese einseitige Abwanderung des Ringes bewirken mögen, ist vollständig unklar. Wenn man aus der anfänglichen Einstellung des Ringes genau in der Äquatorialebene der Spindelfigur schließen möchte, daß dieselben Kräfte, welche die Spindelbildung beherrschen, auch für die Einstellung des Ringes maßgebend sind, so ist man doch zu der Annahme gezwungen, daß mit dem Beginn der einseitigen Abwanderung über den einen Spindelpol eine neue Kraft in die Erscheinung tritt, deren Quelle ganz

rätselhaft ist. Die Erörterungen GIARDINA's zeigen zur Genüge, daß es zunächst ein ganz aussichtsloses Beginnen ist, aus den erkannten Erscheinungen eine solche Kraftquelle erschließen zu wollen. Wir müssen uns gedulden, bis neue Tatsachen uns neue Fingerzeige an die Hand geben. Da die Abwanderung des Chromatinringes stets nach der Spindelrestseite hin erfolgt, so wäre es ja vielleicht möglich, daß der Spindelrest direkt oder indirekt mit dem Vorgang in Beziehung zu setzen ist.

Auch die Frage nach der physiologischen Bedeutung des Chromatinringes, nach dessen Zweck also, drängt sich hier auf. Ob es zurzeit möglich sein wird, diese Frage in befriedigender Weise zu beantworten, lasse ich dahingestellt; jedenfalls muß ich eine Diskussion derselben so lange aufschieben, bis ich auch die Erscheinungen am Keimbläschen studiert haben werde, welche eine Fortsetzung dieser Abhandlung bilden sollen. Das eine muß uns zurzeit genügen, für verschiedene *Dytisciden* festgestellt zu haben, daß das Ei etwas erhält, was den Nährzellen vorenthalten und offenbar bestimmend für die Einatur ist. Dieses Plus besteht einerseits in dem Chromatinmaterial des Ringes, andererseits in dem Spindelrest. Ob der eine oder der andere Faktor allein genügt, die eine Zelle zum Ei zu stempeln, oder ob beide gleichzeitig nötig sind, läßt sich zurzeit mit Bestimmtheit nicht entscheiden, wenngleich es nach unserer heutigen Anschauung über die physiologische Bedeutung der Chromatinsubstanz für das Zellenleben wahrscheinlich ist, daß nur die größere Menge von Chromatin allein ausschlaggebend ist.

Wie durch GIARDINA für *Dytiscus* festgestellt, handelt es sich auch bei *Colymbetes* und *Acilius* um ausgesprochen klare Fälle von qualitativ und quantitativ ungleicher Teilung.

Wenn aber nun GIARDINA die Feststellung einer solchen qualitativ und quantitativ ungleichen Teilung mit einem Angriff gegen die Individualitätstheorie verbindet, so muß ich ihm auf Grund meiner Beobachtungen ebenso lebhaft widersprechen, wie es seitens BOVERI's auf Grund einfacher Überlegungen geschehen ist.

GIARDINA nimmt stillschweigend an, daß bei Einleitung der Differentialmitose seitens des Oogonienkerns eine gewisse Anzahl von Chromosomen in toto sich in die Ringmasse umwandelt. Bei einer solchen Annahme, die sich aber nach meinen Beobachtungen als irrig erwiesen hat, müßte natürlich nach der Theorie von der Individualität der Chromosomen die Zahl der in die Differential-

mitose eintretenden Kernschleifen um so viel Chromosomen geringer sein als bei den vorhergehenden Multiplikationsmitosen, als Chromosomen in die Bildung des Chromatinringes eingegangen sind. Da das aber bekanntlich nicht der Fall ist, hält GIARDINA die Individualitätslehre für widerlegt und schreibt vielmehr der Oogonie die Fähigkeit zu, ihr Chromatin auch nach etwaigen Verlusten in stets die gleiche Anzahl von Segmenten zu zerlegen (BOVERI).

BOVERI (6) hat nun bereits unter Heranziehung der Ergebnisse BONNEVIE'S (2) an *Ascaris lumbricoides* sowie auf Grund der Abbildungen GIARDINA'S selbst wahrscheinlich zu machen versucht, daß der Einwand GIARDINA'S gegen die Individualitätslehre hinfällig ist und die Verhältnisse von *Dytiscus* sehr wohl eine Deutung im Sinne dieser zulassen.

Und in der Tat hat BOVERI recht mit seiner Umdeutung der Abbildungen GIARDINA'S: denn das von ihm zur Erläuterung seiner Ansicht gegebene Schema a¹⁾ entspricht vollkommen den Verhältnissen, wie ich sie bei *Dytiscus* gefunden habe.

Schon bei der Beschreibung der Chromatindifferenzierung im Oogonienkern habe ich auf die diesbezügliche Beweiskraft meiner Figg. 9—12 von *Dytiscus* hingewiesen. Wenn GIARDINA recht hätte mit seiner Annahme des totalen Zerfalls einzelner ganzer Chromosomen behufs Bildung der chromatischen Ringmasse, so würde es a priori am wahrscheinlichsten sein, daß dieser totale Zerfall in derjenigen Kernregion stattfände, in der später die Ringmasse selbst angetroffen wird. Statt dessen zeigen die beiden Oogonienkerne der Fig. 9 sowohl die Chromosomen wie die in den chromatischen Ring eingehenden Granula, wenn auch in diesem Stadium nicht mehr ganz gleichmäßig, so doch durch den ganzen Kern verteilt, und in Fig. 11 sehen wir, wie die Chromosomen sich ausschließlich auf die helle Kernzone beschränken, während die größte Masse der Granula sich an die andere Kernseite begeben hat, um den chromatischen Halbmond zu bilden. So ist das Zentrum der hellen Kernregion ganz frei von Granulis, und nur die Randzone der erstern enthält auf ihrem Liningerüst noch einige Granula, jedoch nur auf der Seite, welche dem Halbmond benachbart ist. Es hat sich demnach eine Wanderung der ursprünglich annähernd gleichmäßig verteilten Granula nach einer Seite der Kernoberfläche vollzogen. Fig. 10 aber zeigt uns den Grund der ursprünglich gleichmäßigen Verteilung

1) fig. 44, 45a, 46.

der feinkörnigen Elemente. Während wir die größte Zahl derselben in Reihen angeordnet auf den die Chromosomen verbindenden Fäden des Kerngerüstes antreffen, finden wir eine größere Anzahl von Chromosomen von einem Kranze solcher Granula umgeben, so daß auf Grund der Diminutionerscheinungen bei Ascariden mit ziemlicher Sicherheit anzunehmen ist, daß die kranzförmig angeordneten Chromatinkörnchen von den Chromosomen abgespaltet sind und dann, auf dem Liningerüst entlang gleitend, allmählich der Kernoberfläche zu bewegt werden. Daß die Chromosomen bei dieser Substanzabgabe nicht ganz aufgelöst werden, wird indirekt dadurch bewiesen, daß man andernfalls an Stelle der zerfallenen Chromosomen kleine Gruppen solcher Körnchen antreffen müßte, was aber nie der Fall ist. Somit hat eine typische Diminution stattgefunden, und die Gesamtheit der Chromosomen bleibt der Zahl nach erhalten, damit aber auch die Individualität des einzelnen Chromosoms.

Ebenso treffen wir bei *Colymbetes*, wie früher ausgeführt, anfangs Chromatingranula und Chromosomen durch den ganzen Kern der Oogonie gleichmäßig verteilt (Fig. 8 u. 13), Bilder, die entschieden gegen einen lokalen Zerfall einzelner Chromosomen, dagegen für eine gleichmäßige Beteiligung aller Chromosomen an der Bildung der Granula sprechen. Diese sowohl wie die Chromosomen müssen also nachträglich eine aktive oder passive Wanderung vollziehen, um Bilder entstehen zu lassen, wie Fig. 18 u. 19 zeigen.

So lassen sich die Erscheinungen der Differentialmitose nicht nur im Sinne der Individualitätstheorie deuten, sondern die letztere erhält durch sie sogar eine wichtige Stütze.

II. Die secretorische Funktion der Nährzellen.

Bereits im 1. Teil der Arbeit, der der Entstehung von Ei- und Nährzellen gewidmet war, verfolgten wir die Entwicklung bis zur typischen Endrosette, die regelmäßig aus 1 Oocyte und 15 dazugehörigen Nährzellen gebildet wird. Wir sahen, daß der hintere Abschnitt der Endkammer von unregelmäßig durcheinanderliegenden Rosetten in verschiedenen Wachstumsstadien eingenommen wird und daß diese nach der Eiröhre hin allmählich an Größe zunehmen. Zugleich mit dem Wachstum tritt eine bestimmte Ordnung und Orientierung der Rosetten der Längsachse der Eiröhre entsprechend ein. Wie diese Ordnung zustande kommt, habe ich bereits früher erörtert.

Wir fanden, daß es sich dabei teilweise um den Zerfall gewisser Rosetten handelt, daß wir aber andererseits auch eine selbständige Drehung und Umordnung der Rosetten annehmen müssen. Sobald diese Ordnung hergestellt ist, hat die Rosette in der Regel einen solchen Umfang erreicht, daß sie das ganze Volumen des Ovarialschlauches in seiner Breite ausfüllt.

Die eigentliche Eiröhre wird also von einer einzigen Reihe perlschnurartig hintereinanderliegender Rosetten eingenommen, so daß wir in der Längsachse der Tube auf eine Nährzellengruppe nach abwärts konstant eine Eizelle folgen sehen. Obwohl nun die Entfernung der einzelnen Rosetten von der Endkammer sich entsprechend der Größenzunahme derselben andauernd vermehrt, so daß man den Eindruck einer Abwärtswanderung innerhalb der Eiröhre erhält, ist doch die Abwärtswanderung nur eine scheinbare. In Wirklichkeit beruht sie bekanntlich lediglich auf einem Wachstumsvorgang, an dem im gleichen Maße Follikelepithel und Rosetten beteiligt sind, so daß also Keimanlagen und Follikelepithel in gleichem Tempo sich der Geschlechtsöffnung nähern.

Die Follikelepithelzellen bilden bekanntlich in der obersten Portion der Endkammer um jede Oogonie und später um jede Rosette einen Überzug. Beim Wachstum der Rosette teilen sie sich, wie früher die Oogonien, gleichfalls mitotisch und dringen auch zwischen die Nährzellen der Rosetten ein (Fig. 72-74), für welche sie gewissermaßen ein Gerüst bilden. Im Bereiche der Nährzellen behält die epitheliale Bekleidung unter der Tunica propria ihren ursprünglichen Charakter von platten Zellen, wie innerhalb der Endkammer. Zwischen den Nährzellen zeigen sie eine polyedrische Beschaffenheit. Um die Eizellen dagegen bildet sich allmählich ein Pflasterepithel aus, das zuletzt in ein hohes einschichtiges Cylinderepithel übergeht. Die Kerne dieses Epithels sind noch von derselben Konstitution wie in der Endkammer, nur sind sie, wie die Zellen selbst, etwas größer geworden und wieder durch ein oder zwei besonders hervortretende Körnchen, die Nucleoli, gekennzeichnet.

Eine interessante Erscheinung tritt bei der Teilung dieser hohen Cylinderzellen zutage. Da das Epithel in der Umgebung des Eies stets einschichtig bleibt, erfolgt also naturgemäß immer eine Längsteilung der Cylinderzellen. Dabei stellen sich die Centrosomen, entgegen der HERTWIG'schen Regel, quer zur Längsachse der Zelle ein und nicht, wie es sonst der Fall zu sein

pflegt, in der Richtung der größten Protoplasmaausdehnung. Wir sehen daraus, daß also nicht immer die Anordnung des Plasmas den auseinanderweichenden Centrosomen die Richtung bestimmt, sondern daß in der Zelle selbst noch andere richtungsbestimmende Faktoren vorhanden sein müssen. Fig. 59 zeigt eine solche Mitose des Cylinder-epithels aus einem mittlern Abschnitt der Eiröhre.

Um die ältern Eier sehen wir nicht selten am untern Pol infolge Wucherung der Epithelzellen ein mehrschichtiges Plattenepithel auftreten (Fig. 60). Auch hier sind 2 Mitosen im Epithel zu erkennen, deren Spindelachsen sich auffallenderweise verschieden verhalten, indem sich die linke entsprechend der HERTWIGschen Regel in der Richtung der größten Plasmaausdehnung eingestellt hat, die andere rechte aber wiederum regelwidrig in der Richtung des kürzesten Zelldurchmessers orientiert ist. Übereinstimmend ist dagegen beiden, daß sie senkrecht zur Wachstumsrichtung des Eies, also parallel zur Oberfläche desselben stehen.

Am Nährzellopol der Oocyte ist meist kein Epithel vorhanden, so daß in der Regel eine direkte Berührung jener beiden Zellelemente statthat. Nur hier und da beobachten wir in den Lücken, die zwischen Ei- und Nährzellen gebildet werden, einzelne Epithelzellen, wie wir sie auch zwischen den Nährzellen fanden.

A. Die Tetraden.

Um die physiologische Funktion der Nährzellen richtig zu verstehen, ist es nötig, zuvor die Veränderungen im Nährzellkern während der Wachstumsperiode der Rosetten kennen zu lernen. Sobald die Rosette ihre Endform erreicht hat, treten in den Nährzellkernen eigentümliche Umbildungen ihrer chromatischen Elemente auf.

Die ersten Vorgänge, die sich im definitiven Nährzellkern abspielen, sind die gleichen wie in der Anaphase der vorhergehenden Mitosen. Es kommt zur Ausbildung einer bestimmten Anzahl von Chromosomen von quadratischer Form. Aber es entstehen nicht mehr die typischen Henkel wie bei den Mitosen, sondern die Chromosomen erfahren eine eigentümliche, charakteristische Spaltung (Fig. 61). Wir sehen, wie jedes Chromosoma sich in 4 gleichgroße runde Körnchen auflöst. Zuerst entsteht im Zentrum des Chromosoms ein heller Punkt, welcher durch das Auseinanderweichen der 4 Teilprodukte, die noch eine Zeitlang miteinander in

Verbindung bleiben, bedingt wird. Zuweilen beobachten wir auch, daß zuerst eine Spaltung in 2 hantelförmige Stäbchen auftritt. Wir erhalten damit das Bild einer Dyade, wie Fig. 62 zeigt. Bald teilen sich aber auch die beiden Stäbchen durch quere Einschnürung, und so entsteht ebenfalls eine Vierergruppe oder die typische Tetrade (Fig. 61 u. 65). Die Tetraden liegen meist in einer bestimmten Anordnung an der Peripherie des Kernes, wie aus Fig. 65 ersichtlich. Ein achromatisches Netzwerk, das auch das Kerninnere einnimmt, verbindet die einzelnen Vierergruppen untereinander. Die 4 Körnchen jeder Tetrade werden ebenfalls durch achromatische Substanz zusammengehalten. Nicht selten kommt es vor, daß bei wenig differenzierter Hämatoxylinfärbung große viereckige Körner statt der Tetraden in den Nährzellkernen zur Beobachtung gelangen. Am schönsten zeigt sich uns das Bild der Tetraden bei Konservierung der Ovarien mit Platin-Osmium-Essigsäure und einer gut differenzierten Hämatoxylinfärbung nach HEIDENHAIN. Die Anzahl der Tetraden genau festzustellen ist noch schwieriger, als die Chromosomen der Äquatorialplatte bei den Mitosen zu zählen. Voraussichtlich entspricht aber die Zahl der Tetraden auch der Anzahl der Chromosomen bei den einzelnen Arten der Dytisciden. Bei *Colymbetes* wären es also etwa 35, bei *Dytiscus* an 40 Tetraden. Meist beobachtet man die Bildung der Vierergruppen in sämtlichen Nährzellen einer Rosette gleichzeitig, wie aus den Rosetten in Fig. 45 bis 47 u. 63—64 ersichtlich. Ja sogar in mehreren nebeneinanderliegenden Rosetten treten die Tetraden zur gleichen Zeit in Erscheinung, so daß man am Übergang der Endkammer in die Eiröhre direkt eine Zone von Tetraden unterscheiden kann.

Diese ersten Tetraden lösen sich allmählich auf, indem die einzelnen Körnchen sich in Reihen in dem achromatischen Kernnetz anordnen. Fig. 66 stellt ein Stadium der Auflösung der 1. Tetraden in den Nährzellen bei *Colymbetes* dar. Schließlich wird der ganze Kern von diesen Körnchen erfüllt, und das Bild der Tetraden ist vollständig verschwunden (Fig. 48). Die Körnchen sind aber nicht lose im Kern zerstreut, sondern gleichmäßig in dem achromatischen Gerüst verteilt. GIARDINA vergleicht diese Phase mit dem Knäuelstadium während der Mitose.

Mit dem Wachstum der Nährzellen bei der weiteren Entwicklung wächst auch entsprechend der Kern und ebenso die in ihm enthaltenen Chromatinkörnchen, welche sodann von neuem wieder eine

viereckige Gestalt annehmen. Haben die Körnchen einen gewissen Umfang erreicht, so erfolgt wiederum eine Teilung derselben in je 4 kleinere chromatische Elemente. Die Granula dieser 2. Tetradengeneration verteilen sich aber alsbald wieder im ganzen Kerngerüst genau nach der oben beschriebenen Weise. Der Kern zeigt am Ende dieses Stadiums bereits eine sehr granulierten Beschaffenheit. Damit ist aber die Teilung der Körnchen noch nicht beendet. Wir konstatieren vielmehr, daß während der weitem Entwicklung die Zahl der Granula durch mehrere aufeinanderfolgende Teilungen immer größer und größer wird und daß die Körnchen dabei in stets kleinere Segmente zerlegt werden. Auf eine Wachstumsperiode folgt regelmäßig eine neue Spaltung der chromatischen Elemente.

Es erfolgt, wie ich bei *Colymbetes* nachweisen konnte, immer eine Teilung der Granula nach der Vierzahl. GIARDINA hat für *Dytiscus* nur 2 Tetradengenerationen exakt nachweisen können, vermutete aber bereits, daß die weitere Vermehrung der Körnchen ebenfalls im Sinne der Vierteilung erfolge. Bei *Dytiscus* ist es allerdings nicht leicht, mehr Tetradengenerationen zu unterscheiden, da die Körnchen frühzeitig die Tendenz zeigen, sich zu kleinen Häufchen zusammenzuballen, wodurch der Vorgang der weitem Zerlegung der chromatischen Elemente undeutlich wird.

Wenn wir die Nährzellen in Fig. 67, die aus einem mittlern Abschnitt der Eiröhre von *Colymbetes* stammen, näher ins Auge fassen, so beobachten wir neben der ganz bedeutenden Größenzunahme der Zellen, daß die Zahl der Körnchen bereits ganz enorm zugenommen hat. Da die Granula in dem chromatischen Netz in Reihen angeordnet sind und diese sich im Kern nach allen möglichen Richtungen hin durchkreuzen, so erkennen wir an den $5\ \mu$ dicken Schnitten bei geringer Veränderung der mikroskopischen Einstellung immer neue Bilder. Fig. 67 zeigt 2 solche Nährzellen, die bei mittlerer Einstellung entworfen sind, wobei am Rande des Kerns der Zelle *a* noch deutlich die Tetraden sichtbar sind. In der Zelle *b* haben wir das Auflösungsstadium dieser Tetradengeneration gleich daneben, das durch die dichtere Lage der chromatischen Körnchen und das gänzliche Fehlen echter Tetraden leicht kenntlich ist. Wir finden also bei *Colymbetes* auch noch in diesem weit vorgeschrittenen Stadium das Prinzip der Vierteilung verwirklicht. Ja in noch ältern Nährzellen können wir bei *Colymbetes* mit ziemlicher Sicherheit Tetraden in der peripheren Kern-

zone feststellen (Fig. 68). Im Innern des Kernes ist es jedoch selten möglich, typische Vierergruppen nachzuweisen, da durch die zahlreichen, dicht beisammenliegenden Granula das Bild der Teilung verwischt wird. Dazu kommt noch, daß die Körnchen unregelmäßig im ganzen Kern zu kleinern oder größern Gruppen sich zusammenschließen. Diese Anhäufungen chromatischer Elemente verleihen dem Nährzellkern ein eigentümliches flockiges Aussehen, das bei *Dytiscus* sehr früh in Erscheinung tritt. Während der weitem Entwicklung nehmen die Körnchenhaufen beständig an Zahl und Größe zu, und schließlich gleicht der ganze Inhalt des Nährzellenkerns einer feinen pulverisierten Masse. Fig. 69 zeigt ein solches Stadium bei schwächerer Vergrößerung entworfen.

Wenn auch in den letzten Stadien der Vervielfältigung der Granula der exakte Nachweis von Tetraden unmöglich ist, so dürfen wir, nach dem Vorhergehenden zu schließen, doch mit großer Wahrscheinlichkeit das Prinzip der Tetradenbildung durchgängig als den Hauptvervielfältigungsmodus der chromatischen Elemente des Nährzellkerns bei allen Dytisciden betrachten. Diese Art der Multiplikation zugegeben, gibt uns, nach einer Berechnung von GIARDINA, einen Anhaltspunkt für die ungeheure Menge von Körnchen, welche wir in einem ältern Stadium in einem einzigen Nährzellkern antreffen müssen. Wenn wir bei *Dytiscus* entsprechend der Chromosomenzahl als 1. Generation 40 Tetraden annehmen, so müssen durch die aufeinanderfolgenden Teilungen nach der Vierzahl folgende Werte resultieren: 160 , $160 \cdot 4$, $160 \cdot 4^2$ usw. Bei der 6. Generation müßten also $160 \cdot 4^5 = 16384$ Körnchen in einem Nährzellkern vorhanden sein.

Es wurde ferner von GIARDINA bereits als wichtige Tatsache festgestellt, daß der Umfang des Kernes bei *Dytiscus* nicht in demselben Verhältnis wächst wie die Zahl der chromatischen Körnchen. GIARDINA fand nämlich diese 6 Körnchengenerationen in derselben Eiröhre hintereinander zwischen einem Nährzellkern von 12μ und einem von 72μ Durchmesser und stellte damit folgende Beziehungen zwischen Kernvolumen und Körnchenzahl fest:

$$\frac{V}{v} = \frac{72^3}{12^3} = \frac{(72)^3}{(12)} = 6^3 = 216$$

Die Beziehungen der Körnchenzahl sind dagegen:

$$\frac{N}{n} = \frac{160 \times 4^5}{160} = 4^5 = 1024.$$

Daraus geht hervor, daß die Zahl der Körnchen fast 5 mal so schnell wächst wie das Volumen des Kerns. Wenn auch diese Feststellung GIARDINA's nicht ganz einwandsfrei ist, indem er vorher selbst zugibt, daß er nur 2 Tetradengenerationen exakt unterscheiden konnte, so dürfen wir für *Colymbetes* um so mehr an der oben erwähnten Tatsache festhalten. Vergleichen wir die Nährzellkerne des 1. Stadiums der Tetraden mit den ältern großen Nährzellkernen, so zeigt sich das erwähnte Verhältnis ohne weiteres. Während zuerst die Tetraden fast ausschließlich die Kernperipherie einnehmen, das Zentrum des Kerns jedoch häufig ganz frei ist von chromatischen Elementen oder solche nur spärlich enthält, finden wir in den spätern Stadien den ganzen Kern mit chromatischen Körnchen erfüllt, ja sogar diese zu förmlichen Haufen feinsten Granula zusammengeballt. Aus dieser einfachen Beobachtung geht klar hervor, daß die oben erwähnte Wahrscheinlichkeitsrechnung keine Übertreibung ist. Die Wichtigkeit dieser Überproduktion chromatischer Elemente im Nährzellkern wird jedoch verständlich, wenn wir später erfahren, daß die Granula zum größten Teil aus dem Kern austreten und dem Eiplasma als Nährmaterial zugeführt werden.

Wenn wir uns in der Literatur umsehen, welche Beobachtungen bisher an den Nährzellkernen gemacht wurden, so darf hier nicht unerwähnt bleiben, daß schon KORSCHOLT (32) (1886) das charakteristische flockige Aussehen der Nährzellkerne als eine Eigentümlichkeit der Nährzellen erkannt und beschrieben hat.

Auch LÉCAILLON (36) beobachtete (1900) in den Nährzellen von *Campodea* eine eigentümliche Körnelung der chromatischen Elemente, die er sehr bezeichnend „pulvérisation chromatique“ nennt. Nach LÉCAILLON entsteht diese chromatische Körnelung durch eine Zerstückelung der Chromosomen in eine größere Anzahl von kleinen Körnchen. Daraus dürfen wir wohl schließen, daß auch bei *Campodea* sich sehr wahrscheinlich die gleichen Vorgänge abspielen wie bei den Dysticiden.

Ferner sah WOLTERECK (60) (1898) bei *Cypris* gleich nach der Differenzierungsperiode eine Umwandlung der Chromosomen des Nährzellkerns zuerst in Dyaden und darauf in Tetraden. Diese Tatsache mit der Erscheinung der Synapsisphase in der Oogenese bei *Cypris* vereinigt, erhöht den Grad der Wahrscheinlich-

keit eines gemeinsamen Ursprungs der Eizelle und der Nährzelle aus der Oogonie, wobei es sich jedenfalls um eine prinzipielle Übereinstimmung mit den Dytisciden handelt.

MEVES (42) (1895) sah die Degeneration einiger junger Eizellen bei *Salamandra maculosa* mit dem Auftreten von Tetraden im Keimbläschen beginnen, die er Pseudotetraden nennt. Da er gleichzeitig im Cytoplasma eine Polstrahlung erkennt, hält er diese Erscheinung der Tetradenbildung für eine zu frühzeitige Reifungsteilung. GIARDINA vergleicht den Vorgang dieser degenerativen Prozesse am Keimbläschen von *Salamandra* mit dem Auftreten der Tetraden bei *Dytiscus*. Er erwähnt die Möglichkeit, daß es sich bei den einzelnen Tetradengenerationen vielleicht um mißlungene Teilungsversuche handle, und spricht ferner den Gedanken aus, daß die Nährzellen damit noch etwas von ihrer Keimzellennatur zeigten. Diese Hypothese erwähnt er jedoch selbst mit der größten Zurückhaltung, und ich selbst wüßte keine Daten für ihre genaue Begründung beizubringen.

B. Chromidien.

Nachdem wir im Vorstehenden das Wachstum der Nährzellkerne und die Vervielfältigung ihrer chromatischen Elemente erörtert haben, kommen wir nun zu einer sehr wichtigen Erscheinung, die sich während ihrer Entwicklung an der Kernperipherie abspielt. Wir haben oben bereits feststellen können, daß die Vermehrung der chromatischen Körnchen etwa 5mal so rasch erfolgt wie das Wachstum des Kernumfanges und daß ferner der Inhalt des Nährzellkernes schließlich eine fein pulverisierte chromatische Masse von Granulis aufweist, die sich stellenweise zu förmlichen Haufen zusammenballen. Da aber bei der weiteren Entwicklung immer noch neue Teilungen der chromatischen Elemente erfolgen, müßte sich zuletzt die Zahl der Granula derartig steigern, daß der ganze Nährzellkern in einem gewissen Stadium gleichmäßig mit Chromatinmaterial erfüllt wäre, d. h. die Körnchen müßten so dicht beisammen liegen, daß die Kerne dadurch ein homogenes Aussehen erhielten. Soweit kommt es jedoch nicht. Wir konstatieren vielmehr, daß ein Austritt chromatischer Substanz aus dem Kernbereich ins umgebende Cytoplasma stattfindet.

Hierbei zeigt sich wieder ein interessanter Unterschied zwischen

Dytiscus und *Colymbetes*. Während nämlich bei *Dytiscus* für gewöhnlich die austretenden Körnchen schon im Bereiche der Kernperipherie sich zum größten Teile in eine besonders differenzierte Plasmamasse umbilden, sehen wir in den Nährzellkernen von *Colymbetes* in gewissen Perioden das ganze Cytoplasma mit chromatischen Elementen erfüllt.

Wir wollen daher in diesem Kapitel uns hauptsächlich das Bild des Austritts chromatischer Substanz aus den Nährzellkernen von *Colymbetes fuscus* vor Augen führen.

Wenn wir die Nährzellkerne der Rosetten in der Zone der Tetraden, also am Übergang der Endkammer in die Eiröhre, betrachten, so konstatieren wir, daß während der beiden ersten Tetradengenerationen nur spärlich chromatische Körnchen außerhalb der Kernmembran zu finden sind. Aber mit jedem folgenden Teilungsprozeß innerhalb des Kernes mehren sich auch die Granula in der dem Kerne direkt anliegenden Plasmazone. Recht deutlich wird aber dieser Vorgang des Austritts chromatischer Substanz aus dem Kernverbände, sobald die Rosetten in der Entwicklung einmal so weit vorgeschritten sind, daß sie das ganze Volumen des Ovarialschlauches ausfüllen.

Als Ausgangspunkt unserer Betrachtungen möge daher gleich ein charakteristisches Stadium dienen, wie wir es in Fig. 73 vor uns haben. Diese Nährzelle, die aus dem obern Drittel der Eiröhre stammt, entspricht etwa einer 4. oder 5. Tetradengeneration. Sie zeigt auf den ersten Blick ein eigentümliches charakteristisches Aussehen ihrer cytoplasmatischen Struktur. Um den Nährzellkern herum ziehen nämlich in bestimmten Abständen sehr deutliche plasmatische Fibrillen, die sämtlich mehr oder weniger mit Chromatinkörnchen besetzt sind. Diese Granula sind, wie ich im Folgenden zeigen werde, aus dem Zellkern ins Protoplasma übergetreten. Derartige aus dem Zellkern austretende Chromatinmassen, wie sie WILL bereits vor mehr als 20 Jahren sehr ausführlich am Keimbläschen der Dytisciden beschrieben hat, sind von HERTWIG (26) neuerdings an der Hand anderer Tatsachen als Chromidien bezeichnet worden, eine Bezeichnung, die also auf die vorliegenden Granula ohne weiteres Anwendung findet. Der Nährzellkern an sich zeigt äußerlich nichts besonders Auffälliges. Nur hat sich die Zahl der chromatischen Körnchen in diesem Stadium bereits enorm vermehrt. Dagegen bietet das Cytoplasma, das sonst gewöhnliche Wabenstruktur auf-

weist, ein ganz verändertes Bild. Die erwähnten plasmatischen Fibrillen umziehen den Nährzellkern in konzentrischen Ringen, indem sie sowohl mit der Kernmembran als unter sich parallel verlaufen. An einer bestimmten Stelle des Plasmas, die der Eizelle zugekehrt ist, vereinigen sich diese Fäden zu einem Bündel, um durch eine Kommunikation in die Nachbarzelle einzutreten. Die Chromidien, die auf diesen Fibrillen hintereinander angeordnet sind, zeigen bezüglich ihrer Tinktion meist ein von dem Kernchromatin abweichendes Verhalten. Während die chromatischen Elemente des Kernes alle tiefschwarz gefärbt sind, verlieren die Granula innerhalb des Cytoplasmas nach und nach ihre ursprüngliche Farbe und werden immer mehr für Plasmafarben empfänglich, so daß wir unter ihnen alle möglichen Übergänge von der Kern- zur typischen Plasmafarbe antreffen. Dabei finden sich jedoch häufig noch einzelne Elemente dazwischen, welche die ursprüngliche Chromatinfarbe erhalten haben und im Plasma besonders deutlich hervortreten. An der Stelle, wo die Fäden sich zum Bündel zusammenschließen, sind naturgemäß die Körnchen auch dichter beisammen und bilden hier zuweilen förmliche Haufen.

Die Nährzelle in Fig. 68, welche ein späteres Stadium der Tetraden darstellt, gibt uns bezüglich der Fibrillen- und Chromidienanordnung im wesentlichen das gleiche Bild, wie wir es in der zuerst beschriebenen Nährzelle fanden. Ein äußerlicher Unterschied zwischen beiden Nährzellen in bezug auf ihre Lage im Nährfach besteht darin, daß die erstere direkt an die Eizelle grenzt, die letztere im obersten Abschnitt einer Nährzellgruppe gelegen ist. Wir sehen daraus, daß nicht nur in den Nährzellen, welche die Eizelle direkt berühren, sondern an allen Zellen des Nährfaches sich die gleichen Erscheinungen abspielen. Eine andere kleine Verschiedenheit zeigt sich in der zuletzt genannten Nährzelle darin, daß die Chromidien des Plasmas, entsprechend dem feinem chromatischen Inhalt des Kernes, kleiner sind, als dies in der ersten Zelle der Fall war. Je feiner das chromatische Material des Kernes wird, desto feiner und undeutlicher werden auch die im Cytoplasma enthaltenen Chromidien.

Um jedoch den eigentlichen Prozeß des Austritts chromatischer Substanz aus dem Nährzellkern genauer kennen zu lernen, wollen wir ein Stadium, wie es Fig. 76 darstellt, bei der stärksten Vergrößerung unter Apochromat-Öl-Immersion beobachten. Fig. 75 u. 76 geben entsprechende Bilder. Damit der Vorgang der Chro-

matinabgabe deutlicher wird, wurden in beiden Figuren nur diejenigen Körnchenreihen eingetragen, die bei einer bestimmten Einstellung sichtbar waren. Wenn wir Fig. 76 näher ins Auge fassen, fällt uns, neben den konzentrischen Plasmafibrillen, sofort eine weitere Besonderheit auf. Es zeigt sich nämlich, daß das Liningerüst des Kernes sich kontinuierlich in das Cytoplasmanetz fortsetzt und daß die chromatischen Körnchen sich, direkt auf diesen Fäden fortlaufend, vom Kern ins Plasma verfolgen lassen, wie wenn die Kernmembran überhaupt nicht vorhanden wäre. Im allgemeinen verlieren die Chromidien, je weiter sie sich vom Kerne entfernen, mehr und mehr ihre Chromatinfarbe und lösen sich teilweise im Plasma auf, wodurch dieses im Laufe der Entwicklung immer dunkler gefärbt wird. Dabei verlieren die Chromidien ihre scharfe Begrenzung und gleichen oft feinsten Wölkchen, die nicht selten stellenweise zu einer einheitlichen Masse zusammenfließen. Ich werde später noch auf diese Erscheinung zurückkommen.

Wenn wir in Fig. 75 die den Kern umgebenden cytoplasmatischen Stränge aufmerksam betrachten, so gewinnen wir den Eindruck, als ob hier vom Plasma aus sukzessive eine Umwandlung von peripheren Kernzonen stattgefunden habe. Wir unterscheiden sehr deutlich 3—4 mit der Kernmembran in bestimmten Abständen parallel verlaufende cytoplasmatische Fäden, die sich tinktorisch ebenso verhalten wie die Kernmembran und gleich dieser dicht mit chromatischen Elementen besetzt sind. Wir beobachten sogar zwischen Kern und dem ersten zirkulären Plasmastrang noch eine helle Zone, die im Aussehen vollständig dem Caryoplasma gleicht, so daß man im Zweifel sein könnte, welche Grenze als die richtige Kernmembran anzusprechen ist. Da aber der größere Teil zwischen beiden Begrenzungslinien bereits die typische Plasmafarbe angenommen hat, so liegt der Gedanke nahe, daß hier ein chemischer Umwandlungsprozeß statt hat. Wir dürfen also mit großer Wahrscheinlichkeit diesen ersten fibrillären Plasmastrang als frühere Kernmembran betrachten und ebenso die darauffolgenden Stränge. Diese ursprünglichen Kernmembranen sind offenbar dadurch dem Plasma einverleibt worden, daß bei dem Wachstum des Kernes immer neue Kernmembranen von innen her gebildet wurden, während die ältern mit den chromatischen Körnchen zusammen nach außen rückten und schließlich auf den Schnitten die konzentrisch angeordneten Fibrillen darstellen.

Für diese Auffassung spricht ferner die Tatsache, daß wir im Kern selbst (wie aus Fig. 75 ersichtlich) bereits wieder einen etwas deutlicher hervortretenden zirkulären Strang des Liningerüsts erkennen, welcher die der Kernmembran zunächst gelegenen chromatischen Elemente verbindet und anscheinend die Anlage einer neuen Kernmembran bildet.

Wenn diese Vermutung der Neubildung der Kernmembran richtig ist, wird in gewissem Sinne auch verständlich, warum das Wachstum des Kernumfanges weit hinter der proportionalen Vermehrung der chromatischen Elemente des Kerns zurückbleibt.

Vermutlich treten die Granula immer während der Auflösung einer Tetradengeneration auf dem vom Kern ins Cytoplasma verlaufenden Fadengerüst aus dem Kernverband heraus, wobei also wahrscheinlich auch die Kernmembran ins Zellplasma hinausrückt und von innen her durch eine neue Membran ersetzt wird. Wir könnten uns dabei vorstellen, daß bei dem Auseinanderweichen der an der Kernperipherie gelegenen Tetraden ein Teil der Körnchen dem Plasma zugeteilt werde, wie ich in dem folgenden Schema angedeutet habe:

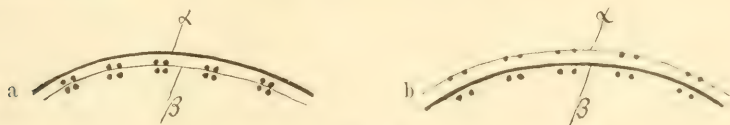


Fig. B.

α wäre die ursprüngliche Kernmembran, β die sekundäre, wobei jedesmal die Hälfte einer Tetrade dem Plasma zufällt. Zuweilen beobachtet man auch an der Kernperipherie ähnliche Bilder. Leider sehen wir jedoch gerade in den Stadien, wo die Tetraden noch recht deutlich sind, keine chromatischen Elemente austreten, so daß ich es nicht mit Sicherheit entscheiden kann, ob die Chromidien wirklich genau nach diesem Schema den Kern verlassen.

Soviel steht aber fest, daß man in jüngern Nährzellkernen an der Peripherie manchmal das im Schema angegebene Verhalten beobachtet. Fig. 77 stellt einen solchen Fall dar, welcher deutlich zeigt, daß in den beiden in der Kernmembran sichtbaren Tetraden je 2 Granula im Kern und je 2 im Cytoplasma liegen. Daneben sehen wir aber auch einzelne chromatische Körnchen auf den die Membran durchsetzenden Fäden aus dem Kern heraustreten.

Wenn wir in den Nährzellen in Fig. 71—74 den Verlauf der

cytoplasmatischen Ringfasern genauer verfolgen, so können wir konstatieren, daß diese an dem der Eizelle zugewandten Pol viel deutlicher hervortreten als am entgegengesetzten Pol. Diese Erscheinung erklärt sich offenbar dadurch, daß die Chromidien, die im Plasma eine chemische Umwandlung erfahren, auf der Wanderung nach der bereits erwähnten Kommunikation sich teilweise auflösen und dabei etwas von ihrer Substanz auf dem zurückgelegten Wege hinterlassen. Es ist klar, daß auf diese Weise die Fibrillen in ihrem Verlaufe nach der Vereinigungsstelle zum gemeinsamen Bündel immer mehr an Intensität gewinnen.

Ja es wäre sogar denkbar, daß die Plasmafibrillen überhaupt lediglich dadurch zustande kämen, zumal die Granula fast ausschließlich auf diesen zirkulären Fäden angeordnet sind. Sicher ist jedenfalls, daß die Chromidien bei der Entstehung derselben eine Rolle spielen, da sie nur auf diesen Plasmabahnen in die Nachbarzelle einwandern.

Der Verlauf des Chromidialprozesses bei *Dytiscus* ist wenigstens äußerlich ein ganz anderer als bei *Colymbetes*, wenn es sich auch im Prinzip um eine vollständige Übereinstimmung beider Fälle handelt. Während wir bei *Colymbetes* die Chromidien nahezu im ganzen Cytoplasma als deutliche Granula erkennen konnten, finden wir bei *Dytiscus* meist nur in unmittelbarer Nähe des Kerns vereinzelt typische Chromatinkörnchen. Dagegen sehen wir im ganzen Umfang des Kerns eine diesem direkt anliegende intensiv gefärbte Plasmazone, die dem Kern einen eigentümlichen Rahmen verleiht. Bei starker Vergrößerung zeigt es sich jedoch, daß diese besonders differenzierte Masse aus einer Anzahl feinsten Fibrillen besteht, welche ähnlich wie bei *Colymbetes* als zirkuläre Fasern den Kern umgeben, um schließlich gemeinsam in die Nachbarzelle einzutreten. Fig. 78 zeigt die dem Nährzellkern von *Dytiscus* anliegende differenzierte Plasmazone, mit wenig chromatischen Elementen. Das übrige Cytoplasma ist fast völlig frei von Chromidien.

Was den eigentlichen Austritt der chromatischen Körnchen betrifft, so haben wir, wie aus Fig. 79 u. 80 ersichtlich, das gleiche Bild wie bei *Colymbetes*. Auch bei *Dytiscus* fällt sicher das Auswandern der Granula mit der Auflösung von Tetraden oder jedenfalls mit Teilungsprozessen von chromatischen Elementen des Kerns zusammen. In Fig. 79 bemerken wir außerhalb der Kernmembran eine sehr deutliche, helle Zone, welche den Kern in seiner Peripherie

umgibt. Hierbei glaubt man noch mehr als bei *Colymbetes* in der äußern Begrenzungslinie dieser Zone die frühere Kernmembran zu sehen. Die weiter nach der Zellperipherie gelegenen zirkulären Plasmafibrillen sind bei *Dytiscus* meist sehr undeutlich, zuweilen überhaupt nicht mehr nachzuweisen. Zweifellos haben wir jedoch, was den eigentlichen Chromidialprozeß als die Entstehung der zirkulären Plasmafibrillen anbelangt, bei *Dytiscus* eine volle Übereinstimmung mit den Befunden, wie wir sie bei *Colymbetes* kennen lernten. Es erübrigt daher eine eingehende Beschreibung. Durch Auflösung und chemische Umwandlung der in Fig. 79 u. 80 dem Kern anliegenden Chromatinkörnchen entsteht der charakteristische intensiv gefärbte Rahmen, wie wir ihn in Fig. 78 und den Photogrammen Fig. 94 u. 95 deutlich erkennen.

Auf die übrigen Erscheinungen des Chromidialprozesses und ihre Beziehungen zur Eizelle werde ich im nächsten Abschnitt bei der Beschreibung der Nährstränge und Kommunikationen zwischen Nährzellen und Eizelle noch ausführlicher eingehen.

C. Die Beziehungen zwischen Eizelle und Nährzellen.

Nachdem wir die Erscheinungen am Nährzellkern, insbesondere die Ausbildung des Chromidialapparats in den Nährzellen, kennen gelernt haben, wollen wir jetzt die Frage erörtern, in welcher Weise das Nährmaterial der Eizelle übermittelt wird.

Von den Beziehungen, die sich während des Wachstums der Rosetten zwischen Eizelle und Nährzellen abspielen, sollen nur diejenigen eingehend behandelt werden, welche mit der Funktion der Nährzellen in direktem Zusammenhange stehen.

Wie wir aus den vorhergehenden Erscheinungen wissen, alterniert in der Eiröhre immer eine Eizelle mit einem Nährfach, das sich aus einer Gruppe von 15 Nährzellen zusammensetzt. In der Regel sind die Nährzellen in hintereinanderliegenden Reihen angeordnet, und von einem gewissen Stadium ab grenzen immer 4 Zellen mit einer Seite ihrer Membran direkt an die Eizelle, was man schon am lebenden Objekt bei schwacher Vergrößerung erkennen kann. Wenn man eine lebende Eiröhre unter dem Mikroskop genauer betrachtet, bemerkt man, daß zwischen Eizelle und dem obern Nährfach cytoplasmatische Übergänge bestehen. Wir sehen aus der Umgebung jedes der angrenzenden Nährzellen einen Strang von besonders differen-

ziertem Protoplasma ausgehen, der sich durch eine Öffnung in der Zellwand kontinuierlich ins Eiplasma fortsetzt und die Richtung nach dem Keimbläschen nimmt. Diese Plasmastränge zeigen auf den ersten Blick eine fibrilläre Struktur, und bei *Colymbetes* erkennt man deutlich, daß die Fibrillen in ihrer ganzen Länge von feinen Körnchen besetzt sind. Wenn man längere Zeit aufmerksam beobachtet, kann man sehr gut erkennen, daß die Granula sich im Nährstrang, allerdings sehr langsam, nach der Eizelle hin bewegen.¹⁾ Diese Nährstränge sind nichts anderes als die früher beschriebenen mit Chromidien besetzten Fibrillenbündel, welche sich an dem der Eizelle zugekehrten Nährzellpol fanden und durch eine besondere Kommunikation in das Ei eintreten. Wir können bei *Colymbetes* sogar am lebenden Präparat die den Nährzellkern umgebende fibrilläre Plasmastruktur kontinuierlich in den Nährstrang hineinverfolgen. Entsprechend den angrenzenden Nährzellen sind vier solcher Stränge nach dem Keimbläschen gerichtet, die in jüngern Stadien an einer Stelle im Eiplasma zusammenlaufen. An der Vereinigungsstelle erkennen wir schon bei schwacher Vergrößerung recht deutlich einen stark hervortretenden Hof, welcher durch die zusammenströmende Nährsubstanz gebildet wird und einer dunklen Wolke vergleichbar ist.

Bei *Dytiscus* hingegen habe ich eine derartige Anhäufung von Nährmaterial im Plasma der Eizelle niemals beobachtet. Aber einzelne Körnchen treten auch hier in der ganzen Länge des Nährstranges noch klar hervor. Diese Erscheinung erklärt sich daraus, daß die vom Nährzellkern gelieferten Elemente schon in unmittelbarer Nähe der Kernoberfläche größtenteils aufgelöst und in eine sehr feinkörnige Plasmamasse umgewandelt werden, die darauf dem Eiplasma einverleibt wird und sich gleich beim Eintritt am Nährzellpol des Keimbläschens ausbreitet. Am lebenden Objekt kann man den ganzen Chromidialapparat mit Nährstrang einem Trichter vergleichen, in dessen Eingangsöffnung der Nährzellkern gelegen ist und dessen Ausführrohr in die Eizelle einmündet. Aus der Gestalt des Nährstranges und der Art und Weise,

1) Durch Anwendung eines Objektträgers mit uhrglasförmiger Vertiefung, in welcher die lebenden Eiröhren in physiologischer Kochsalzlösung untersucht wurden, war jeder Druck von seiten des Deckgläschens ausgeschlossen, so daß bei der Beobachtung keinerlei mechanische Insulte auf die Eiröhre einwirken konnten.

wie der Nährzellkern in diesen Trichter eingefügt ist, gewinnt man sofort den Eindruck, daß die Nährsubstanz unter dem unmittelbaren Einfluß des Kernes entstehe und darauf dem Ei übermittelt werde. Daß diese Beobachtung richtig ist, habe ich im vorhergehenden Abschnitt bei der Entstehung des Chromidialapparats in den Nährzellen bereits ausführlich erörtert.

Die Befunde, die sich am lebenden Objekt ergaben, zeigen sich in ihren Einzelheiten noch viel schöner und klarer an gefärbten Schnitten von konserviertem Material. Wenn wir das Cytoplasma der Nährzellen in jungen Rosetten mit dem einer ältern Nährzelle mit feingranuliertem Kerninhalt vergleichen, können wir konstatieren, daß dasselbe seine ursprüngliche Tinktion geändert hat und statt für Plasmafärbungen eher für Kernfärbungen empfänglich ist. Bei der Doppelfärbung mit Hämatoxylin-Lichtgrün verliert das mit Chromidien und seinen Umwandlungsprodukten geschwängerte Nährzellplasma mehr und mehr die typische Grünfärbung, wie sie uns in jungen Nährzellen entgegentritt, und macht allmählich einer dunkel blaugrünen Färbung Platz. Der deutlichste Farbenunterschied begegnet uns jedoch in den Nährsträngen selbst. Wenn wir nochmals die Figg. 72 u. 73 ins Auge fassen, so fällt uns sofort deren intensive Färbung gegenüber dem übrigen Plasma auf. Der ganze Nährstrang besteht aus einem Bündel von Fibrillen, welche bei *Colymbetes* dicht mit Chromidien besetzt sind und sich bis ins Eiplasma hinein verfolgen lassen. Durch diese Chromidien und deren Auflösungsprodukte wird aber gerade jene differente dunklere Färbung erzeugt, welche uns allenthalben in den Nährsträngen und teilweise auch im übrigen Plasma mehr oder weniger entgegentritt. Fig. 85 zeigt dieselben Verhältnisse bei *Dytiscus*; nur sind hier die Körnchen in verhältnismäßig spärlicher Anzahl vorhanden. Dagegen ist der Nährstrang an und für sich nicht weniger deutlich gefärbt als bei *Colymbetes*. Wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, verläuft bei *Dytiscus* die ganze Chromatinsecretion viel unauffälliger. Die Chromidien werden, sowie sie ins Cytoplasma übertreten, zum größten Teil in eine intensiv gefärbte Plasmamasse umgewandelt, die auf feinsten Fibrillen dem Eiplasma zuströmt, wo sie sich allmählich gleichmäßig verteilt. Man vergleiche hier auch die Photogramme Fig. 94 u. 95 von *Dytiscus*, welche den Plasmastrom von Nährzelle zur Eizelle ebenfalls gut erkennen lassen.

Ein ganz anderes Bild erhalten wir bei *Colymbetes*. Bereits am lebenden Präparat konnten wir feststellen, daß das gesamte Nähr-

material in gewissen Stadien an einer Stelle zusammenströmt, um jenen wolkenartigen Hof vor dem Keimbläschen zu bilden. In den Photogrammen von Eiröhren von *Colymbetes* (Fig. 87—91) ist dieser Nährsubstanzhof sowie die zuleitenden Stränge sehr deutlich sichtbar. Die Aufnahmen (Fig. 87, 88) geben ein klares Bild dieser Verhältnisse und zeigen außerdem die Lagebeziehungen der Nährzellen zur Eizelle und deren Orientierung in der Längsachse des Ovarialschlauches. Bei diesen schwächern Vergrößerungen gleicht das Nährmaterial einer anscheinend homogenen Chromatinmasse. Die übrigen Photogramme beweisen aber, daß sich die Nährsubstanz aus einem körnigen Material zusammensetzt. In den farbigen Abbildungen Fig. 70—74 u. 76 erkennen wir jene granuliert Beschaffenheit des Nährsubstanzhofes viel schöner als an den Photogrammen. Häufig sehen wir, daß die Körnchen hier und da miteinander verkleben und so stellenweise gleichmäßige Klumpen bilden. Teilweise haben die Granula aber auch eine Auflösung und Umbildung erfahren, wodurch diesem Hofe das charakteristische wolkenartige Aussehen verliehen wird. Durch den beständigen Zutritt neuer chromatischer Elemente aus dem Nährfach finden wir hier Körnchen in allen Stadien der Auflösung und ein Farbgemisch vom typischen chromatischen Schwarz bis zur blaugrünen Plasmafarbe vertreten. Die Tendenz der Chromidien, bei ihrer Auflösung zu kleinern oder größern einheitlichen Klümpchen zu konfluieren, erkennen wir manchmal schon innerhalb des Nährstranges und besonders da, wo die den Nährzellkern umgebenden Fibrillen zum Bündel zusammentreten. Fig. 73, welche eine stärkere Vergrößerung der in Fig. 72 dargestellten Nährzelle mit Nährstrang wiedergibt, zeigt diese Erscheinung an der eben erwähnten Stelle.

In diesem Stadium tritt der Nährsubstanzhof recht deutlich hervor und läßt zugleich an einer schwach hantelförmigen Einschnürung 2 Abschnitte erkennen. Wie aus Fig. 72 ersichtlich, entspricht diese Zweiteilung den beiden angrenzenden Nährzellen. Wir beobachten nämlich, daß, zugleich mit dem Wachstum der Eizelle und der Nährzellen, die Kommunikationen, welche ursprünglich an derselben Stelle ins Eiplasma einmündeten, mehr und mehr auseinanderweichen, so daß sich allmählich für jeden Nährstrang ein besonderer Hof ausbildet. Diese Höfe sind aber regelmäßig durch Körnchenbrücken im Zentrum miteinander verbunden, ein Verhalten, das in Fig. 71 u. 72 deutlich hervortritt.

Nach den soeben beschriebenen Befunden und besonders jenen drastischen Bildern des Ernährungsapparats wird wohl niemand die Funktion der Nährzellen als solche wieder anzweifeln, wie dies früher zuweilen geschehen ist.

GIARDINA, der vor 8 Jahren die Nährstränge bei *Dytiscus* zum erstenmal feststellte, glaubte jedoch nicht, daß geformte chromatische Elemente aus Nährzellen in die Eizelle eintreten könnten, da er eben im Eiplasma keine chromatischen Körnchen nachweisen konnte. Wenn wir die Verhältnisse, wie sie sich uns bei *Dytiscus* darbieten, mit denen von *Colymbetes* vergleichen, müssen wir allerdings zugeben, daß das Bild der Körnchenströmung bei *Dytiscus* sehr undeutlich ist, da wir eben nur vereinzelte Chromatinpartikelchen in dem Plasmastrom durch die Kommunikation hindurch verfolgen können (vgl. Fig. 85). Der charakteristische Nährsubstanzhof fehlt bei *Dytiscus* vollständig. GIARDINA beobachtete zwar, wie auch aus einer seiner Abbildungen hervorgeht, daß in dem Plasmastrang innerhalb der Nährzelle ab und zu einmal einige chromatische Körnchen sich zeigten, besonders in unmittelbarer Nähe des Nährzellkerns. Von diesen nimmt er allerdings an, daß sie aus dem Kernverband herausgetreten seien, verneint aber entschieden, daß an der übrigen Kernperipherie ein Austritt chromatischer Elemente statthabe. Um aber für die im Nährstrom enthaltenen spärlichen Körnchen eine Erklärung zu haben, bringt er diese mit der Entstehung eines kleinen chromatischen Ringes in Zusammenhang, der sich an der Kommunikation zwischen Eizelle und Nährzelle vorfindet. Er bemerkt dazu Folgendes:

Wenn sich in dem Plasmastrome eine noch so leichte wirbelnde Bewegung fände, müßte die Folge des Austritts der Körnchen die Bildung dieses Ringes sein. Die Körnchen müßten, kaum eingedrungen, nach außen geschleudert werden gegen die Oberfläche des plasmatischen Kegels (= Nährstrang) und würden dann, indem sie eine Schneckenbahn beschrieben, längs desselben gleiten und an der Epithelwand (!), die sich zwischen Nährzellen und Eizelle findet, aufgehalten werden, um den Kegel herumlaufen, ohne jemals in die Eizelle eindringen zu können. So käme durch den Zutritt neuer Körnchen allmählich dieser kleine Ring zustande. Ich will nicht ausschließen, daß, wenn im Bereiche der Kommunikation eine Epithelwand vorhanden wäre, dieser Ring in der geschilderten Weise entstehen könnte. Wenn ich auch nicht den positiven Gegenbeweis vor Augen hätte (Fig. 85), so schiene es mir doch höchst sonderbar,

daß die Chromatinkörnchen lediglich zur Bildung dieses für die Eizelle wertlosen Ringes aus dem Nährzellkern austreten sollten. Die Fig. 85 zeigt deutlich, daß dieser chromatische Ring nichts anderes ist als die Umschlagstelle der Zellmembran. Im Bereiche der Kommunikation geht nämlich die Membran der Eizelle direkt in die der Nährzelle über. Wir erkennen diesen Kommunikationsring bereits in ganz frühen Stadien der Entwicklung. Schon bei Beginn der 2. Differentialmitose tritt derselbe deutlich als Umschlagstelle der Zellwand in Erscheinung und zwar stets in der Gegend des Spindelrestes, der hier den plasmatischen Zusammenhang zwischen Oogonie und Nährstelle darstellt (Fig. 31). Daß aber in der Bildungsperiode der Nährzellen noch keine chromatischen Elemente aus dem Nährzellkern austreten, wird wohl jedermann einleuchten. Auffallend ist nur, daß dieser kleine Ring in spätern Stadien, wie Fig. 85, eine andere Färbung aufweist als die Kernmembran. Es handelt sich aber jedenfalls hierbei um eine einfache lokale Verdickung der Membran, welche, wie leicht verständlich, an dieser Stelle eine größere Widerstandsfähigkeit besitzen muß. Sie kann daher auch hier ihre Tinktion ändern, ähnlich wie wir dies auch in der Zentralachse des Endfadens fanden. Es mag jedoch hierbei auch noch ein anderer Faktor eine Rolle spielen. Ich denke an eine Eigentümlichkeit der Hämatoxylinfärbung, auf die auch BOVERI (4) in seinen Zellenstudien schon aufmerksam machte. BOVERI fand, daß da, wo sich die Zellenmembran zweier nebeneinanderliegender Eizellen berührten, das Hämatoxylin trotz starker Differenzierung zurückgehalten wurde, während dies in isolierten Eizellen nicht der Fall war. Eine ähnliche Erscheinung haben wir höchstwahrscheinlich auch in dem kleinen chromatischen Kommunikationsringe vor uns. Mit Sicherheit läßt sich dies natürlich hier im Gewebeverband nicht feststellen, ist aber auch schließlich nebensächlicher Natur. Auf Längsschnitten durch die Eiröhre haben wir diesen Ring fast regelmäßig quer getroffen, so daß wir in der Grenzebene von Nährzelle und Eizelle zu beiden Seiten des Nährstranges einen einfachen Punkt erkennen, wie aus den zahlreichen Abbildungen ersichtlich ist. In jüngern Stadien beobachten wir jedoch nicht selten kontinuierliche Kommunikationsringe innerhalb des Nährzellplasmas. Diese sind als Öffnungen in der Zellwand zwischen 2 Nährzellen aufzufassen. Fig. 71 zeigt 2 solcher Ringe, je einen innerhalb der beiden Nährstränge. Durch den Zufluß von Nährmaterial aus der Nachbarzelle wird dem Plasma gerade an

dieser Stelle eine besonders intensive Färbung verliehen. Viel häufiger treffen wir aber im Nährfach Halbringe und alle möglichen Ausschnitte bzw. Teilstücke des Kommunikationsringes, was einmal durch die Lagebeziehungen der Zellen untereinander, dann aber auch durch die jeweilige Schnittrichtung bedingt wird. Die Figg. 71, 76, 81—83 u. 86 erläutern diese Verhältnisse. Endlich zeigt die Fig. 84, daß sämtliche Nährzellen im Nährfach durch solche Kommunikationen miteinander verbunden sind, daß also nicht nur die 4 direkt an die Eizelle angrenzenden Nährzellen sich beim Wachstum und Aufbau des Eies beteiligen, sondern alle 15.

In jungen Stadien sind die Kommunikationen verhältnismäßig groß, während sie bei der weiteren Entwicklung kleiner und kleiner werden. Mit der Verminderung des Durchmessers dieser Öffnungen geht Hand in Hand eine Verschmälerung der Nährstränge (Fig. 86), bis schließlich jeder Zusammenhang der Nährzellen mit der Eizelle verloren geht. Sobald die Kontinuität zwischen beiden Zellelementen gelöst ist, haben die Nährzellen ihre Funktion erfüllt und fallen der Degeneration anheim, während die Eizelle ihrer Reife entgegengeht.

TICHOMIROF (54) beobachtete bereits im Jahre 1880 bei *Bombyx mori* in der Scheidewand zwischen Ei- und Nährkammer eine ähnliche Kommunikation. Er beschreibt ferner, daß er durch diese Verbindungsöffnung eine körnige, dem Inhalt der Dotterzellen ähnliche Substanz in die Eizelle eindringen sah. Zweifellos handelt es sich dabei um ähnliche Verhältnisse, wie ich sie für die Dytisciden beschrieben habe.

Auch KORSCHOLT (33) war überzeugt, daß bei *Dytiscus* Verbindungen zwischen Eizelle und Nährzelle bestehen müßten; aber aus seiner Arbeit geht hervor, daß er keine Kommunikation gesehen hat. Er erkannte auch bereits eine Körnchenstraße, die sich vom Nährfach nach dem Keimbläschen hinzog. Aber seltsamerweise fand er das gleiche Verhalten zuweilen auch vom untern, entgegengesetzten Nährfach ausgehend, und er bildete Figuren ab, an denen wir von den beiden an die Eizelle angrenzenden Nährzellengruppen solche Körnchenstraßen zum Keimbläschen hin verlaufen sehen. Daß diese letztere Erscheinung aber nicht richtig ist, geht schon ohne weiteres aus der im ersten Teile beschriebenen Entstehung der Eizelle und der Nährzellen hervor. Ich glaube vielmehr, daß diese Beobachtungen sowie auch die von ihm beschriebenen pseudo-

podienartigen Fortsätze des Keimbläschens auf mechanische Insulte zurückzuführen sind. Wenigstens habe ich ähnliche Verhältnisse an Eiröhren, die beim Herauspräparieren aus dem die Ovarien umgebenden Fettmantel etwas stark gezerzt wurden, ebenfalls beobachten können. Soviel steht aber fest, daß jene vom untern Nährfach ausgehende Körnchenstraße ein Kunstprodukt darstellt.

DE BRUYNE (8) glaubte, daß die Eizelle die Nährzellen durch Phagocytose in sich aufnehme, da er anscheinend ganze Nährzellen im Ei plasma gefunden hat. Ähnliche Erscheinungen habe ich ebenfalls angetroffen, aber nur in ältern degenerierenden Eiern. Wir dürfen daher solche Befunde mit Sicherheit als pathologische ansprechen.

In einer neuern Arbeit von E. REUTER (47) über die Eibildung bei der Milbe *Pediculopsis graminum* (1907) bieten sich uns bezüglich der Ernährung der Eizelle Verhältnisse dar, die mit denen von *Colymbetes* sehr große Ähnlichkeit zeigen. REUTER unterscheidet zwischen Oocyte und abortiver Oocyte oder Trophocyte, da letztere später als passive Nährzelle verwertet wird. REUTER sagt: „bei *Pediculopsis graminum* ist nun also für die zur Nahrung dienende Oocyte die frühzeitig auftretende Umwandlung des ganzen Plasmas und die damit im Zusammenhang stehende Auflösungserscheinung des Kerns charakteristisch“. An den mit Hämatoxylin-Eosin gefärbten Schnitten erkennt er „sehr deutlich, wie von der abortiven Oocyte Substanz in Form kleiner Körnchen in einer schmalen Straße in die normale Oocyte hineintritt und sich hier als rotes Wölkchen mit dem blauvioletten Plasma dieser letzteren vermengt“. Die Tatsache, daß der Fortschritt jener Transformation des Plasmas in ganz bestimmtem Verhältnis zu der allmählichen Entleerung des Kernes der abortiven Oocyte steht, scheinen ihm darauf hinzudeuten, daß der Kern an dem genannten Umwandlungsprozeß ganz sicher beteiligt ist, andererseits das Chromatin dabei eine hervorragende Rolle spielt.

Aus dieser Beschreibung sowie aus einer dazugehörigen Abbildung geht hervor, daß es sich bezüglich des Ernährungsprozesses des Eies durch die abortive Oocyte bei *Pediculopsis graminum* sehr wahrscheinlich um eine prinzipielle Übereinstimmung mit den Dytiscyden, besonders mit *Colymbetes*, handelt.

In den Eiröhren der Hemipteren, in denen sich für sämtliche Eier des Ovarialschlauches nur eine einzige Nährkammer vorfindet, wurden bereits im Jahre 1885 von WILL (56) zwischen

den einzelnen Eiern und der Nährkammer lange Verbindungsstränge festgestellt. GIARDINA glaubt, daß diese Nährstränge auf eine ursprüngliche direkte Verbindung der Nährelemente mit der Eizelle, ähnlich den Rosetten von *Dytiscus*, zurückzuführen seien. „Es wäre also zu vermuten, daß sich das Band, welches die Nährzellen mit der Eizelle verbindet, nach der Bildung der Rosette sehr verlängert, so daß die Eizelle von den Nährzellen entfernt wird, die letzteren aber in der Endkammer eingeschlossen bleiben, wo sie zum grössten Teil ihrem Untergang entgegengehen und schliesslich das Nährmaterial für die Oocyte liefern.“ Inwieweit diese an und für sich denkbare Vermutung richtig ist, kann ich nicht entscheiden, da ich keine Hemipterenovarien untersucht habe. Aber ich glaube, daß die Ansicht GIARDINA's sehr wahrscheinlich zutreffend ist und daß sie bald ihre Bestätigung finden wird.

Zum Schlusse wollen wir noch die Frage erörtern, wie bei den Dytisciden die Kommunikationen zwischen Nährzellen und Eizelle und der Nährzellen untereinander zustande kommen. Um uns über den Ursprung der Kommunikationen und Nährstränge ein klares Bild zu verschaffen, müssen wir nochmals zur Rosette zurückkehren, wie wir sie nach der 4. Differentialmitose in der Endkammer antreffen.

Wir haben früher gesehen, daß in diesem Stadium noch sämtliche Nährzellen an einer Stelle, welche durch die Lage des Spindelrestes gekennzeichnet ist, mit der Eizelle in Verbindung waren. Der Spindelrest stellt also gleichsam eine primitive Kommunikation zwischen Nährzellen und der Eizelle dar. Ja wir dürfen sogar das Endstadium der 1. Differentialmitose als den eigentlichen Ausgangspunkt der Kommunikationen und Plasmastränge betrachten. Wissen wir doch, daß sich die Oogonie bei der 1. Differentialmitose nicht vollständig durchteilt, sondern durch den Spindelrest mit der 1. Nährzelle in plasmatischem Zusammenhang bleibt. In Fig. 31 erkennen wir auch bereits während der 2. Differentialmitose deutlich jenen kleinen Kommunikationsring, der noch die gleiche Färbung aufweist wie die Zellmembran. Durch die 4 aufeinander folgenden Differentialteilungen entstehen 4 solcher direkten Verbindungen mit der Eizelle, die sich aber, wie wiederholt hervorgehoben wurde, schließlich in der Gegend des Hauptspindelrestes zu einer einzigen großen Kommunikation vereinigen. In der so entstandenen Rosette verlieren aber bei der weitem Ent-

wicklung die meisten Nährzellen ihren direkten Zusammenhang mit der Eizelle, indem sie beim Wachstum infolge Raum Mangels von derselben abgedrängt werden. Für gewöhnlich sehen wir in der Eiröhre nur noch 4 Zellen in direktem Zusammenhang mit der Oogonie.

Wenn wir diese Verhältnisse berücksichtigen, liegt der Gedanke nahe, daß diese 4 Kommunikationen den ursprünglichen der 4 Differentialteilungen entsprechen und daß in Wirklichkeit überhaupt keine Verschmelzung, sondern eine einfache Aneinanderlagerung jener primären Verbindungsstränge statthabe. Wir könnten uns vorstellen, daß bei der intensiven Tinktion des Spindelrestes in diesem Stadium das Bild undeutlich wird, daß eine exakte Unterscheidung nicht möglich ist. Wenn die Annahme einer Aneinanderlagerung der 4 primären Kommunikationen richtig ist, können wir uns die 4 spätern Kommunikationen durch ein einfaches Auseinanderweichen während des Wachstums der Rosette entstanden denken. Ähnlich ließen sich auch die Plasmaverbindungen der Nährzellen untereinander auf die unvollständigen Teilungen während der Differentialmitosen zurückführen. Der Spindelrest, der bei *Dytiscus* gleich nach der letzten Differentialteilung seine zirkumskripte Gestalt verliert und mehr und mehr an Intensität der Färbung einbüßt, erhält sich bei *Colymbetes* ziemlich lange (Fig. 70). Wie diese Figur zeigt, strömt das gesamte Nährmaterial im Spindelrest zusammen, und an seiner Stelle sehen wir zuletzt den typischen sehr auffälligen Nährsubstanzbezirk vor dem Keimbläschen. Wir konstatieren hierbei, daß der Spindelrest, in welchen die Nährstränge schon gesondert eintreten, noch deutlich abgegrenzt ist und seine ursprüngliche Färbung zum Teil noch gewahrt hat. Durch den beständigen Zutritt von neuem chromatischen Körnchenmaterial nimmt er allmählich jene dunkel blaugrüne Färbung an, die dem Nährsubstanzhof bei *Colymbetes* eigentümlich ist. Möglicherweise spielt also das differenzierte Plasma des Spindelrestes bei der Auflösung und Transformation der chromatischen Nahrungselemente eine aktive Rolle.

Die Figg. 70 u. 81—83 geben Stadien, welche veranschaulichen, wie die meisten Nährzellen der Rosette bei der Entwicklung allmählich immer mehr von der Eizelle abgedrängt werden und wie dadurch lange Nährstränge zustande kommen, die sogar durch das Plasma einiger Nährzellen hindurchlaufen. Es secernieren nämlich, wie wir wissen, alle Nährzellen in gleichem

Maße durch ihren Chromidialapparat Nährsubstanz, und dementsprechend sehen wir den Nährstrom von seinem Ursprung bis ins Eiplasma hinein beständig an Intensität gewinnen und die Zahl der Granula sich mehren. Da sich die Zellen im Nährfach meist in 3 Reihen hintereinander anordnen, müssen die Nährstränge, die in der obersten Nährzellenreihe entspringen, stets 2 darunterliegende Nährzellen passieren, wie aus den oben erwähnten Figuren deutlich zu sehen ist. In jüngern Stadien verlaufen diese Nährstränge auf dem kürzesten Wege in einer annähernd geraden Linie zur Oocyte, während wir später beobachten, daß diese Anordnung verloren geht. In Fig. 86 erkennen wir, daß die Nährstränge, wie wir sie zuerst fanden, verschwunden sind und daß sich zwischen den einzelnen Zellen nur noch plasmatische Brücken zeigen, welche ein Hindurchtreten des Nährmaterials in die Nachbarzelle und von da in die Eizelle gestatten. Da diese Kommunikationen, je ältere Stadien wir vor uns haben, immer kleiner und unscheinbarer werden, und da auch die fibrillären Plasmastränge durch den allgemein dunklern Eindruck, den das gesamte Cytoplasma in den Nährzellen wie in der Eizelle macht, immer weniger scharf hervortreten, erkennen wir nur noch an einzelnen Körnchen, die in unmittelbarer Nähe der Kommunikation sich vorfinden, daß auch hier die Funktion der Nährzellen noch nicht erloschen ist. Fig. 86 zeigt ein solches Stadium. Aber sobald das Ei eine gewisse Größe erreicht hat, sind keine Kommunikationen mehr nachweisbar, und im ganzen Nährfach treten degenerative Prozesse auf. Bei *Dytiscus* wäre noch eine Besonderheit zu erwähnen, die wir in jungen Entwicklungsstadien regelmäßig antreffen und die sich auch in den Figg. 81—83 und den Photogrammen Fig. 92 u. 93 deutlich zeigt. Es ist dies eine Ansammlung von Vacuolen am Nährzellopol des Keimbläschens. Diese Vacuolen sind mit den aus dem Nährfach übergetretenen Chromatinpartikelchen an ihrer ganzen Oberfläche bedeckt, und das zwischen ihnen liegende Eiplasma zeigt eine sehr intensive dunkle Färbung, welche jedenfalls durch Auflösung der feinen Granula bedingt wird. Allem Anscheine nach stammen diese Vacuolen aus dem Keimbläschen und mögen wohl mit der Assimilation des Nährmaterials in Beziehung stehen. Da alle Erscheinungen am Keimbläschen in einer besondern Arbeit abgehandelt werden sollen, will ich hier von einer eingehenden Beschreibung absehen.

Rostock, Juli 1909.

Am Ende meiner Untersuchungen ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. WILL, dem ich die Anregung zu dieser Arbeit verdanke, sowohl für die gütige Überlassung seines frühern Materials als ganz besonders für das dieser Arbeit in so reichem Maße entgegengebrachte Interesse und die liebenswürdige Weise, mit der er den Fortgang meiner Untersuchungen leitete, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Auch Herrn Prof. Dr. SPEMANN bin ich für praktische Winke und Ratschläge zu herzlichem Danke verpflichtet.

Anhang.

Erst nach Abschluß meiner Arbeit kam mir eine soeben erschienene Arbeit von BUCHNER¹⁾ über die Ovogenese von *Gryllus* zu Gesicht, die ich für eine weitere Bestätigung der Vermutung GIARDINA's halte, daß Differentialmitosen sehr wahrscheinlich in der Oogenese aller Insecten vorkommen.

Die figg. 99—115 (tab. 20) von BUCHNER geben Bilder wieder, wie auch ich sie bei *Dytiscus* zu gewissen Zeiten angetroffen habe und die ich auf Grund meiner Beobachtungen als abnorme bezeichnen muß. Was BUCHNER hier als „accessorisches Chromosom“ beschreibt, ist sicher die gleiche Erscheinung, die uns bei *Dytisciden* in dem chromatischen Ringe entgegentritt. Die große Variabilität des „accessorischen Chromosoms“ in Form und Konsistenz bei den Mitosen, ferner die Verklumpungen der Chromosomen und ihre Verschmelzung in der Telophase, das Fehlen der Multiplikationsteilungen und endlich die Tatsache, daß BUCHNER selbst gesteht: „Den nächsten Moment [der Entwicklung] in den Präparaten zu finden, gelang nicht“, sind für mich sichere Anzeichen, daß der Autor Ovarien untersucht hat, die nicht den normalen Entwicklungsverlauf zeigen, sondern sehr wahrscheinlich solche, deren Eibildung aus irgendeinem Grunde sistiert und die deshalb degenerative Vorgänge in der Endkammer in Erscheinung treten lassen. Man vergleiche nur beispielsweise die fig. 111 von *Gryllus* mit der von mir gegebenen Fig. 52 von *Dytiscus*. Es wird jedermann zugeben, daß diese beiden Abbildungen sich im wesentlichen vollkommen gleichen,

1) Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion, in: Arch. Zellforschung, Vol. 3, 1909.

und zwar sind es Bilder, wie ich sie nie in normalen Endkammern gefunden habe, dagegen sehr häufig in solchen, die reife Eier enthielten, in denen aber das Wachstum und die Fortentwicklung der Oogonien sistierte. Daß es sich aber bei *Gryllus* um einen den Dytisciden sehr ähnlichen Eibildungsprozeß handelt, geht aus der von BUCHNER beschriebenen Differenzierung des Chromatins im Oogonienkern, der Form des sog. akzessorischen Chromatinkörpers, der Lage desselben außerhalb der Spindel während der Mitose und seiner Abwanderung nach dem einen Pol. mit Sicherheit hervor.

Literaturverzeichnis.

1. BESSELS, Studien über die Entwicklung der Sexualdrüsen bei Lepidopteren, in: Z. wiss. Zool., Vol. 17, 1867.
2. BONNEVIE, K., Ueber die Chromatindiminution bei Nematoden, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 36, 1901.
3. BOVERI, TH., Ueber die Differenzierung der Zellkerne bei Furchung des Eies von *Ascaris megaloceph.*, in: Anat. Anz., Aug. 1887.
4. —, Zellstudien. II. Die Furchung und Teilung des Eies von *Ascaris megaloceph.*, Jena 1888.
5. —, Ueber die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei *Ascaris megaloceph. etc.*, in: SB. Ges. Morphol. Physiol. Müncher, Vol. 8, 1842.
6. —, Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, Jena 1904.
7. BRANDT, A., Die Ernährung und das Wachstum des Dotters im Insektenei, in: Zool. Anz., Jg. 8, 1885.
8. DE BRUYNE, C., Sur l'intervention de la phagocytose dans le développement des invertébrés, in: Mém. couronnés Acad. Sc. Belgique, 1898.
9. —, Contribution à l'étude physiologique de l'amitose, in: Livre jubilaire dédié à CHARLES VAN BAMBEKE, Bruxelles 1899.
10. BUCHNER, P., Das accessorische Chromosomen in Spermatogenese und Oogenese (Oogenese von *Gryllus*), in: Arch. Zellforschung, Vol. 3, 1909.
11. CLAUS, C., Beobachtungen über die Bildung des Insekteneies, in: Z. wiss. Zool., Vol. 14, 1864.
12. DRIESCH, H., Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Tiere, in: Ergebn. Anat. Entw., 1898, Vol. 8.

13. GIARDINA, A., Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus, in: Internat. Monatsschr. Anat. Physiol., Vol. 18, 1901.
14. —, Sui primi stadii dell' ovogenesi e principalmente sulle fasi di sinapsi, in: Anat. Anz., p. 21, 1902.
15. GOLDSCHMIDT, R., Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen, in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat., 1904.
16. GOLDSCHMIDT, R. und M. POPOFF, Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle, in: Arch. Protistenkunde, Vol. 8, 1907.
17. GROSS, J., Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren, zugleich ein Beitrag zur Amitosenfrage, in: Z. wiss. Zool., 1901, Vol. 59.
18. —, Untersuchungen über die Histologie des Insectenovariums, in: Zool. Jahrb., Vol. 18, Anat., 1903.
19. HAECKER, V., Die Eibildung bei Cyclops und Carthocamptus, *ibid.*, Vol. 5, Anat., 1892.
20. —, Die Vorstadien der Eireifung, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 45, 1895.
21. —, Die Keimbahn von Cyclops, *ibid.*, Vol. 49, 1897.
22. —, Praxis und Theorie der Zellen und Befruchtungslehre, Jena 1899.
23. HENKING, H., Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. III. Spezielles und Allgemeines, in: Z. wiss. Zool., Vol. 54, 1892.
24. HERTWIG, O., Die Zelle und die Gewebe, Jena 1898.
25. HERTWIG, R., Die Protozoen und die Zelltheorie, in: Arch. Protistenkunde, Vol. 1, 1902.
26. —, Ueber Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle, in: Biol. Ctrbl., Vol. 23, 1903.
27. —, Ueber den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen, in: SB. Ges. Morphol. Physiol. München, 1907.
28. —, Ueber Probleme der Zellenlehre, in: Arch. Zellforschung, Vol. 1, 1908.
29. HEYMONS, R., Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phyllodromia (Blatta) germanica L., in: Z. wiss. Zool., 1891, Vol. 53.
30. —, Die Embryonalentwicklung von Dermapteren, Jena 1895.
31. KORSCHOLT, E., Zur Frage nach dem Ursprung der verschiedenen Zellenelemente der Insektenovarien, in: Zool. Anz., Jg. 8, 1885.
32. —, Ueber die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellenelemente des Insektenovariums, in: Z. wiss. Zool., Vol. 43, 1886.
33. —, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns, in: Zool. Jahrb., Vol. 4, Syst., 1889.

34. KORSCHOLT E. und K. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Allgem. Teil, II., Jena 1903.
35. KOUJAWSKI, C., Note sur les transformation dans les oeufs d'insectes lors de leur développement, in: Bibliogr. anat., 1898, Vol. 6.
36. LÉCAILLON, A., Recherches sur la structure et le développement postembryonnaire de l'ovaire des insectes. I. *Culex pipiens* L., in: Bull. Soc. entomol. France, 1900, No. 4. II. *Campodea Staphylinus* WESTW., *ibid.*, No. 7.
37. LEUCKART, R., Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Cecidomyen-larve, in: Arch. Naturg., Jg. 31, Bd. 1, 1865.
38. LUBBOCK, G., On the ova and pseudova of Insects, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. 149, 1859.
39. LUDWIG, H., Die Eibildung im Thierreiche, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Vol. 1, 1874.
40. LEYDIG, F., Beiträge zur Kenntnis des thierischen Eies im unbefruchteten Zustand, in: Zool. Jahrb., Vol. 3, Anat., 1888.
41. METSCHNIKOW, E., Embryologische Studien an Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 14.
42. MEVES, FR., Ueber eigentümliche mitotische Prozesse in jungen Oocyten von *Salamandra maculosa*, in: Anat. Anz., Vol. 10, 1895.
43. MEYER, H., Ueber die Entwicklung des Fettkörpers, der Tracheen und der keimbereitenden Geschlechtsteile bei den Lepidopteren, in: Z. wiss. Zool., Vol. 1, 1849 (Zitat von KORSCHOLT).
44. PAULCKE, W., Ueber die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin, in: Zool. Jahrb., Vol. 14, Anat., 1900.
45. PÉREZ, J., Sur l'histogénèse des éléments contenus dans les gaines ovigères des insectes, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 102, p. 181—183.
46. PREUSSE, F., Ueber die amitotische Kernbildung in den Ovarien der Hemipteren, in: Z. wiss. Zool., Vol. 49.
47. REUTER, E., Über die Eibildung bei der Milbe *Pediculopsis graminum*. Zugleich ein Beitrag zur Frage der Geschlechtsbestimmung, in: Festschr. PALMÉN, Helsingfors 1907.
48. ROUX, W., Ueber die Bedeutung der Kernteilungsfiguren, Leipzig 1883.
49. PALMÉN, Ueber paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei den Insekten, Helsingfors 1884 (Zitat von KORSCHOLT).
50. SABATIER, A., Sur la morphologie de l'ovaire chez les Insectes, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 102, p. 61—63; p. 267—269.
51. SCHNEIDER, A., Ueber die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Insekten, in: Zool. Beitr., Vol. 1, 1883.
52. —, Die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Insekten, *ibid.*, Vol. 1, 1885.

53. STEIN, F., Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer, Berlin 1847.
 54. TICHOMIROF, A., Bau der Sexualdrüsen und Entwicklung der Sexualproducte bei *Bombyx mori*, in: Zool. Anz., 1880, Vol. 3.
 55. WEISMANN, A., Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung, Jena 1885.
 56. WILL, L., Bildungsgeschichte und morphologischer Wert des Eies von *Nepa cinerea* L. und *Notonecta glauca* L., in: Z. wiss. Zool., Vol. 41, 1885.
 57. —, Oogenetische Studien. I. Die Entstehung des Eies von *Colymbetes fuscus* L., *ibid.*, Vol. 43, 1886.
 58. WILSON, F., Studies on chromosomes. II. The paired microchromosomes, idiochromosomes and heterotropic in Hemiptera, in: Journ. exper. Zool., Vol. 2, 1905.
 59. —, Studies on chromosomes. III. The sexual differences of the chromosome groups in Hemiptera, with some consideration on the determination and inheritance of sex, *ibid.*, Vol. 3, 1906.
 60. WOLTERECK, R., Zur Bildung und Entwicklung des Ostracoden-Eies, in: Z. wiss. Zool., Vol. 64, 1898.
-

Erklärung der Abbildungen.

<i>Oog</i> Oogenie	<i>Nzl</i> Nährzelle
<i>Dffm</i> Differentialmitose	<i>Epth</i> Epithel
<i>Spr</i> Spindelrest	<i>Epl</i> Eiplasma
<i>Ezl</i> Eizelle	<i>Npl</i> Nährzellplasma

Die Figg. 1 u. 1a sind Zeichnungen von Herrn Prof. Dr. WILL vom Jahre 1886. Sämtliche farbigen Figuren sind, wo nichts anderes bemerkt, unter LEITZ Apochromat-Ölimmersion II mit ZEISS-Prisma in Objekttischhöhe entworfen und genau nach den Präparaten mit Indigo und Pflanzengrün ausgeführt. Die Photogramme wurden unter Benutzung eines LEITZ'schen Mikroskops hergestellt.

Tafel 17.

Fig. 1. Längsschnitt durch die obere Portion einer Eiröhre von *Dytiscus*, welche in der Endkammer eine helle jüngere und eine dunkle ältere Zone aufweist. Erklärung im Text (WILL, 1886).

Fig. 1a. Knospungsprozeß der Oogonien. *Colymbetes* (WILL, 1886).

Fig. 1b. Längsschnitt durch eine Eiröhre eines Mai-Ovariums von *Dytiscus latissimus*. Epithelpfropf zwischen Endkammer und der Tube. LEITZ Apochrom. IV, LEITZ Ok. I.

Fig. 2. Querschnitt durch den Endfaden beim Übergang in die Endkammer: zeigt in der Mitte die Zentralachse quer getroffen. *Dytiscus*. Komp. Ok. 8.

Fig. 3. Indifferente Oogenie in Teilung. *Colymbetes*. Komp. Ok. 18.

Fig. 4 u. 5. Entstehung des Spindelrestes aus den äquatorialen Fäden der Kernspindel. Fig. 4. 1. Multiplikationsmitose. Fig. 5. Ältere Multiplikationsmitose. *Colymbetes*. Komp. Ok. 18.

Fig. 6a u. b. 2 aufeinanderfolgende Schnitte schräg durch die Äquatorialplatte einer in Teilung begriffenen Oogenie. Henkelform der Chromosomen. *Colymbetes*. Komp. Ok. 18.

Fig. 7. Entstehung des Spindelrestes. Plasmabrücke zwischen den Tochteroogonien. *Dytiscus*. Komp. Ok. 18.

Fig. 8. Gruppe von 4 Oogonien mit einander zugewandten Spindelresten; aus einer Oogonie hervorgegangen. *Colymbetes*. Komp. Ok. 18.

Fig. 9. Beginn der Differenzierung des Kernechromatins in der Oogonie. *Dytiscus*. Komp. Ok. 18.

Fig. 10. Bei der stärksten Vergrößerung (Apochr. Ölimm. II und Komp. Ok. 18) und ausgezogenem Tubus entworfen. Zeigt den Diminutionsvorgang bei der Differenzierung des Chromatins im Oogonienkern. *Dytiscus*.

Fig. 11 u. 12. Die Halbmondform der differenzierten chromatischen Masse im Oogonienkern. *Dytiscus*. Komp. Ok. 18.

Tafel 18.

Fig. 13—23 Komp. Ok. 18. Fig. 24—31 Komp. Ok. 12.

Fig. 13—16. Stadien der Chromatindifferenzierung im Oogonienkern bei *Colymbetes*.

Fig. 17. 2 Strahlungen im Cytoplasma der Oogonie vor Ablauf der Differenzierung im Oogonienkern. *Colymbetes*.

Fig. 18 u. 19. Endstadien der Differenzierung des Chromatins im Oogonienkern von *Colymbetes*.

Fig. 20. a) Chromatindiminution im Oogonienkern. b) Beginn der 1. Differentialmitose. *Dytiscus*.

Fig. 21. 1. Differentialmitose. Stadium der Metaphase. *Colymbetes*.

Fig. 22. 1. Differentialmitose. Der kontinuierliche chromatische Ring, von dem einen Spindelpol aus gesehen. *Dytiscus*.

Fig. 23. 1. Differentialmitose. Die chromatische Ringmasse innerhalb der Vacuole über dem einen Pol der Kernspindel. *Dytiscus*.

Fig. 24, 26, 28. Je 2 Oogonien im gleichen Stadium der Differentialmitose nebeneinander. Der chromatische Ring tritt in gleicher Höhe mit dem Teilungskern in die Tochterzelle ein, welche den Spindelrest enthält. *Colymbetes*.

Fig. 25. 1. Differentialmitose; zeigt die körnige Struktur des chromatischen Ringes. *Colymbetes*.

Fig. 27 u. 28. Endstadien der 1. Differentialmitose, welche die quantitativ ungleichen Teilhälften zeigen.

Fig. 29 u. 30. 2. Differentialmitose. Stadien der Metaphase. *Colymbetes*.

Fig. 31. 2. Differentialmitose bei *Dytiscus*. Der Spindelrest stellt die cytoplasmatische Kommunikation zwischen Oogonie und der 1. Nährzelle her.

Tafel 19.

Fig. 32—45 Komp. Ok. 12. Fig. 32—41 *Colymbetes*. Fig. 42—45 *Dytiscus*.

Fig. 32—34. Endstadien der 2. Differentialmitose. Unregelmäßige Lage der Tochterzellen.

Fig. 35 u. 36. Vereinigung der Nährzellen am Spindelrestpol der Oogonie. 3. Differentialmitose.

Fig. 37. 2 gleiche Stadien der 3. Differentialmitose auf demselben Schnitt nebeneinander sichtbar.

Fig. 38 u. 39. 4. Differentialmitose. In beiden Figuren sind je 2 zugehörige Nährzellen des folgenden Schnittes mit einem einfachen Kontur angedeutet.

Fig. 40a u. b. 4. Differentialmitose. 2 zusammengehörige Zellengruppen. Fig. 40b wieder aus 2 Schnitten kombiniert. Die Zellen α und β der beiden Figuren sind identisch.

Fig. 41. Endstadium der 4. Differentialmitose. Unregelmäßige Anordnung der 16 Tochterelemente. Aus 3 Schnitten kombiniert.

Fig. 42. Nährzellgruppe mit 2 quergetroffenen plasmatischen Stielchen, die sie mit der Oocyte verbinden.

Fig. 43—45. Rosetten von *Dytiscus* nach Ablauf der Differentialmitosen. Von den 15 Nährzellen sind auf demselben Schnitt immer nur einige sichtbar. Die Nährzellen durch Stielchen am Spindelrestpol der Eizelle vereinigt und mit der letztern verbunden.

Tafel 20.

Fig. 46—58 *Dytiscus*. Fig. 59—60 *Colymbetes*. Fig. 61—64 *Acilius*.

Fig. 46 u. 47. Rosetten mit Tetraden in den Nährzellkernen; in Fig. 47 auch im Keimbläschen Tetraden, welche die chromatische Masse umlagern. Komp. Ok. 8.

Fig. 48. Ältere Rosette mit breiter gemeinsamer cytoplasmatischer Kommunikation der Nährzellen mit der Eizelle. Komp. Ok. 6.

Fig. 49. Rosette aus der Endkammer eines November-Ovariums in Degeneration. Komp. Ok. 8.

Fig. 50. Abnorme Rosette. Der längliche Kern entstanden durch Verschmelzung einiger Nährzellkerne. Das Chromatin des Keimbläschens ist in eine chromatische Kugel verwandelt. Komp. Ok. 12.

Fig. 51 u. 52. Anormale Bilder der 1. Differentialmitose. Komp. Ok. 12.

Fig. 53. Oocyte mit zugehörigen Nährzellkernen im gemeinsamen Cytoplasma. Die Kerne in Auflösung begriffen. Komp. Ok. 12.

Fig. 54—58. Multipolare Mitosen entstanden durch Teilung abnormer Rosetten, in denen Keimbläschen und Nährzellkerne in einem gemein-

samen Cytoplasma liegen. Fig. 55 Komp. Ok. 8. Fig. 54, 57, 58 Komp. Ok. 12.

Fig. 59. Mitose im Follikelepithel entgegen der HERTWIG'schen Regel. Komp. Ok. 12.

Fig. 60. Mehrschichtiges Epithel mit Mitosen am untern, von den Nährzellen abgewandten Eizellpol. Etwa Mitte der Eiröhre. Komp. Ok. 6. (Verkleinert.)

Fig. 61. Tetraden in den Nährzellkernen. Komp. Ok. 18.

Fig. 62. Diaden im Nährzellkern. Komp. Ok. 18.

Fig. 63 u. 64. Tetraden in Rosetten von *Acilius*. Komp. Ok. 8.

Tafel 21.

Fig. 65. Nährzellen mit Tetraden an der Kernperipherie. *Dytiscus*. Komp. Ok. 8.

Fig. 66. Nährzelle von *Colymbetes*. Die Tetraden in Auflösung begriffen. Komp. Ok. 18.

Fig. 67. Ältere Nährzellen aus dem mittlern Abschnitt einer Eiröhre von *Colymbetes*. In Zelle a Tetraden noch deutlich zu erkennen. Zelle b zeigt das Auflösungsstadium dieser Tetradengeneration daneben. Komp. Ok. 12.

Fig. 68. Noch ältere Nährzelle aus dem obersten Abschnitt einer Nährkammer. Kern von feinen Plasmafibrillen umgeben, die mit Chromidien besetzt sind. *Colymbetes*. LEITZ Ok. III.

Fig. 69. Nährzelle von *Colymbetes* bei schwächerer Vergrößerung zeigt die feingranulierte Beschaffenheit der chromatischen Elemente des Kerns. LEITZ Ok. I.

Fig. 70. Rosette innerhalb des Ovarialschlauches. Die Nährzellen, von der Eizelle abgedrängt, bleiben mit dieser durch Plasmastränge in Verbindung. *Colymbetes*. LEITZ Ok. I.

Fig. 71. Kommunikation zwischen Nährzellen und Eizelle. Das Nährmaterial ergießt sich in einem Körnchenstrom durch die Kommunikation in die Eizelle. *Colymbetes*. Komp. Ok. 8.

Fig. 72. Eizelle mit Nährsubstanzhof an dem den Nährzellen zugewandten Pole. Vom Kern der linken Nährzelle ausgehend verläuft ein deutlicher Nährstrang in die Eizelle. *Colymbetes*. Cylinderepithel im Bereiche der Eizelle. LEITZ Ok. I.

Fig. 73. Dieselbe Nährzelle wie in der vorhergehenden Figur bei stärkerer Vergrößerung. Cytoplasma und besonders der Nährstrang dicht mit Chromidien erfüllt. *Colymbetes*. Komp. Ok. 12.

Fig. 77. Austritt chromatischer Elemente aus dem Nährzellkern in das umgebende Plasma. *Colymbetes*. Komp. Ok. 18.

Fig. 78—80. Austritt chromatischer Elemente aus Nährzellkernen von *Dytiscus*. Fig. 79 u. 80 zeigen die Chromatinkörnchen außerhalb

des Kerns. In Fig. 78 sehen wir durch Auflösung und chemische Umwandlung der ausgetretenen Körnchen an der Kernperipherie einen chromatischen Rahmen entstehen. Komp. Ok. 8.

Tafel 22.

Fig. 74. Nährzelle mit Nährstrang und Chromidien. *Colymbetes*. Komp. Ok. 8.

Fig. 75. Von der Eizelle abgewandter Pol einer Nährzelle bei der stärksten Vergrößerung. Konzentrische Anordnung der den Kern umgebenden Fibrillen. Das Liningerüst des Kerns läßt sich deutlich ins Plasma hineinverfolgen. *Colymbetes*. Komp. Ok. 18 und ausgezogener Tubus.

Fig. 76. Zeigt dieselben Verhältnisse wie die vorhergehende Figur an dem der Eizelle zugewandten Nährzellpol. Nährstrang und Kommunikation. *Colymbetes*. Komp. Ok. 18. (Tubus ausgezogen.)

Fig. 81—83. Eizellen mit zugehörigen Nährzellen innerhalb der Eiröhre. Sämtliche Nährzellen stehen durch Nährstränge mit der Oocyte in Verbindung. *Dytiscus*.

Fig. 84. Nährfach aus dem mittlern Abschnitt einer Eiröhre von *Dytiscus*. Die Nährzellen stehen durch Plasmastränge miteinander in Verbindung. LEITZ Ok. III. (Verkleinert.)

Fig. 85. Kommunikation zwischen Ei- und Nährzelle von *Dytiscus*. Im Nährstrang finden sich spärliche chromatische Körnchen. Der kleine chromatische Kommunikationsring quer getroffen. Umschlagstelle der Membran. Komp. Ok. 18.

Fig. 86. Kommunikationen zwischen ältern Nährzellen und der Eizelle bei *Dytiscus*. LEITZ Ok. I.

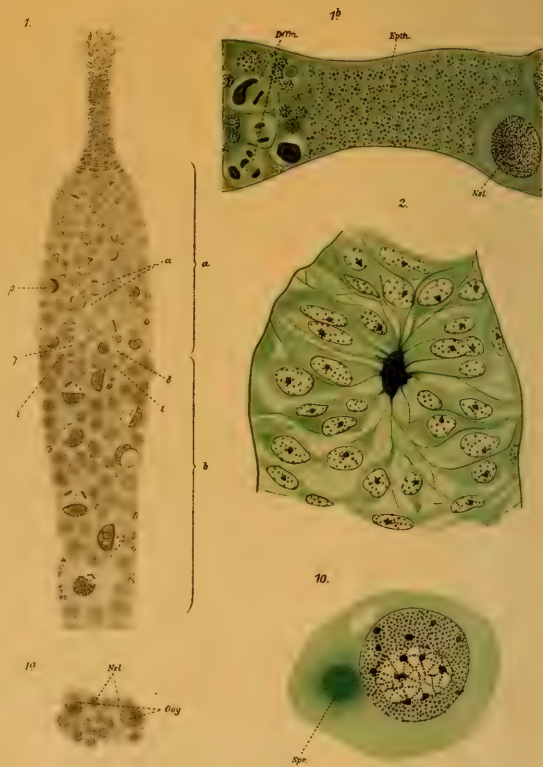
Tafel 23.

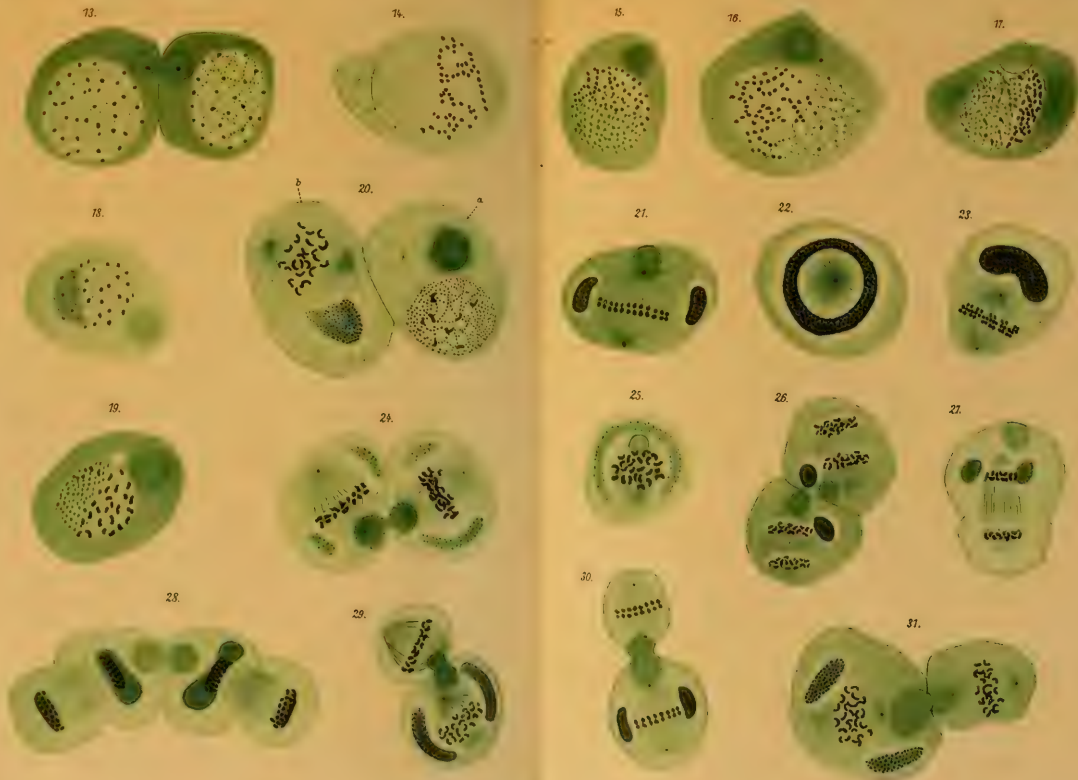
Photogramme.

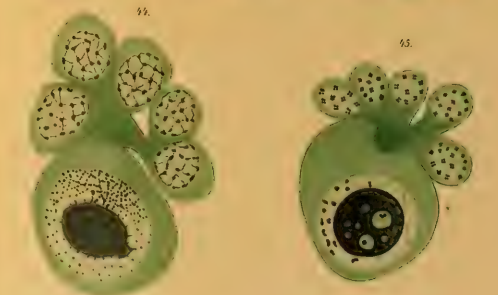
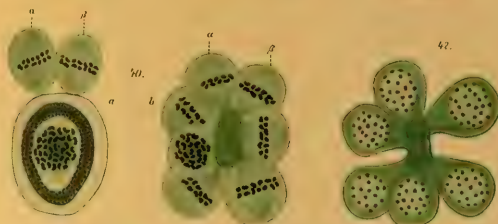
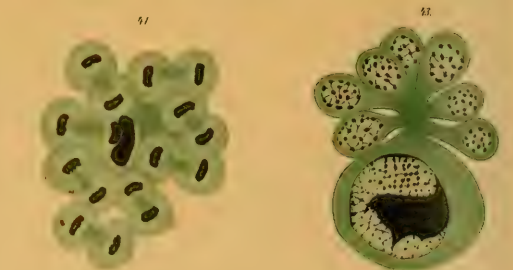
Fig. 87 u. 88. Längsschnitte durch Eiröhren von *Colymbetes* bei schwächerer Vergrößerung photographiert. Zeigen das Alternieren von Eizellen mit je einer Gruppe von Nährzellen innerhalb des Ovarialschlauches. Nährstränge deutlich sichtbar.

Fig. 89—91. Kommunikationen und Nährstränge zwischen Ei- und Nährzellen. Nährsubstanzhof vor dem Keimbläschen. *Colymbetes*. Stärkere Vergrößerung.

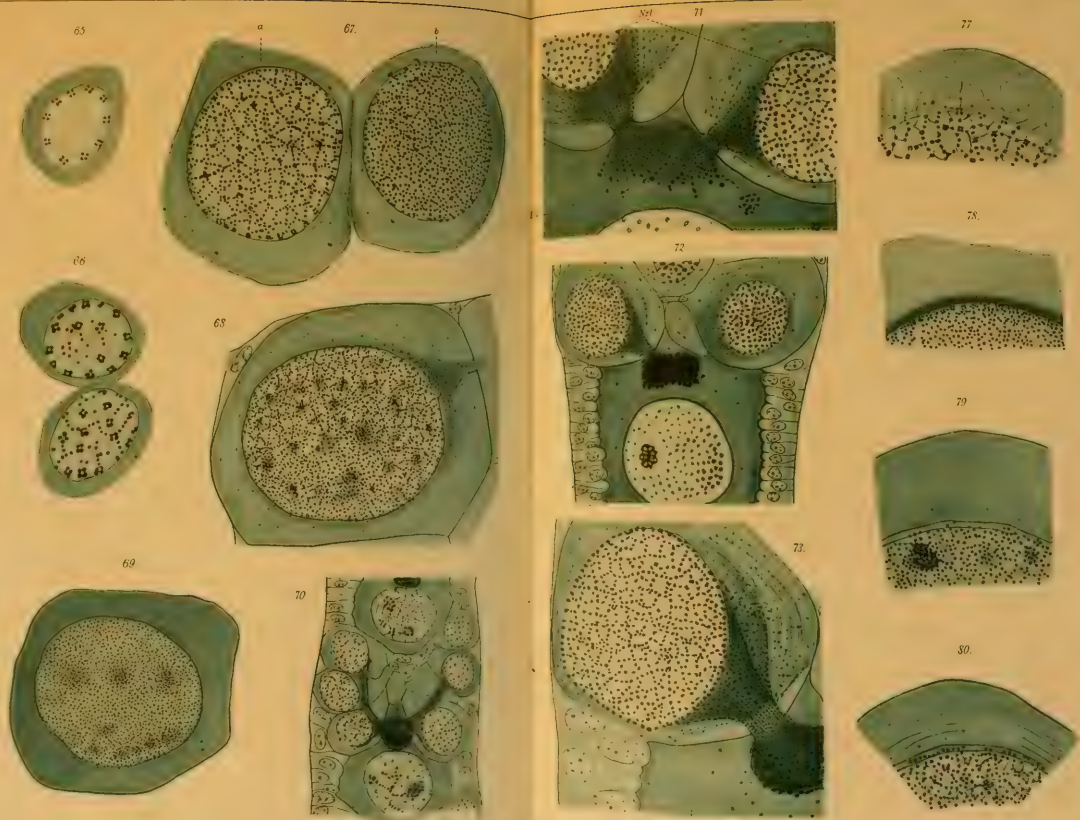
Fig. 92—95. Längsschnitte durch Eiröhren von *Dytiscus*. Zeigen ebenfalls die Kommunikationen und Nährstränge. Fig. 93 ist dasselbe Bild wie die farbige Fig. 81.

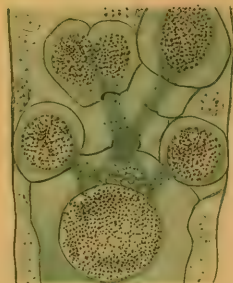
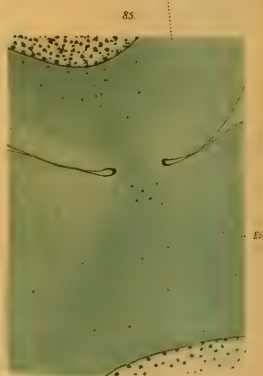
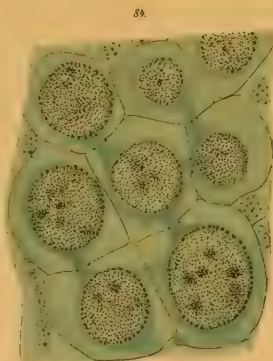
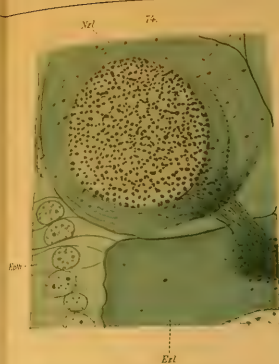
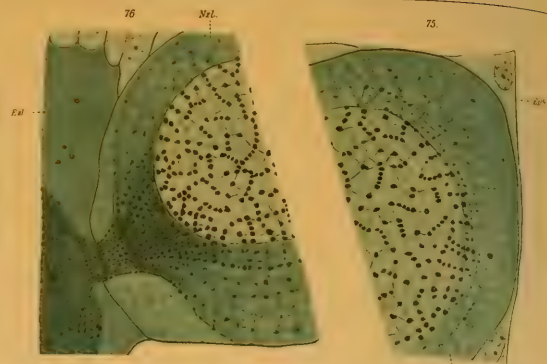










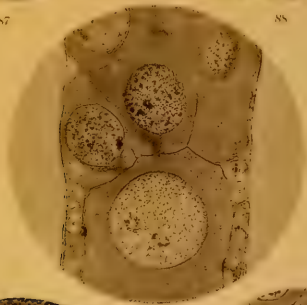




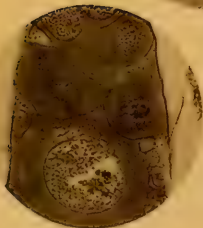
87



88



93



92



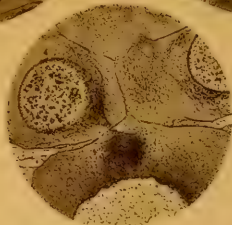
94



89



90



91



95

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Beiträge zur Kenntniss von Corixa.

Von

Johannes Hagemann.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Greifswald.)

Mit Tafel 24—25 und 2 Abbildungen im Text.

Inhalt.

Einleitung.

I. Teil. Über die Atmung.

Allgemeines über die Atmung der Wasserwanzen.

Literatur über Zahl und Lage der Stigmen und Morphologie des Thorax.
Technik.

Atmung der Larve.

1. 1. und 2. Stadium.

2. 3.—5. Stadium.

a) Kurze Morphologie des Thorax unter besonderer Berücksichtigung der durch die Atmungsweise bedingten Veränderungen. Stigmenverlagerungen.

b) Luftaufnahme der Larve und Leitung zu den Stigmen.

Atmung der Imago.

a) Morphologie des Thorax unter Berücksichtigung der durch die Atmungsweise bedingten Veränderungen. Stigmenlage.

b) Luftaufnahme und Leitung zu den Stigmen.

c) Atmung unter Wasser.

d) Etwas über den Bau der Stigmen, besonders Stigma 2.

II. Teil. Über ein neues, stifteführendes Sinnesorgan.

Technik.

Lage und Gestalt.

Histologie. Literatur über den Bau der Stifte. Die Stifte von *Corixa*.

Ganglion. Zusammenhang der Stifte mit der Körperoberfläche.

Funktion.

Vorkommen bei den verschiedenen Arten von *Corixa* und Verwandten.

III. Teil. Über die abdominalen Drüsen der Larve.

IV. Teil. Über die Asymmetrie des männlichen Abdomens.

Schluß. Einige biologische Notizen.

Nachtrag.

Einleitung.

Wohl keine der häufiger vorkommenden und in fast jedem Tümpel anzutreffenden Hydrocores oder Wasserwanzen ist von den Forschern bisher in anatomischer Hinsicht so vernachlässigt und systematisch doch ausgezeichnet bearbeitet worden wie die Gattung *Corixa*. Aber auch keine der bei uns lebenden Familien der Wasserwanzen zeigt eine solche Fülle von Arten und hatte die Systematiker so beschäftigt wie *Corixa*. Es ist nicht leicht, trotz guter Bestimmungstabellen sich in der Menge der oft voneinander nur wenig abweichenden Formen zurecht zu finden. Die Bestimmungen führte ich aus nach KÜHLGATZ, TH., in: BRAUER, Die Süßwasserfauna Deutschlands (1909), und ich kann diese Tabellen im Gegensatz zu denen von FIEBER nicht genug empfehlen. — Weder über die durch die eigentümliche Art der Luftaufnahme bedingten morphologischen Verhältnisse des Thorax und hiermit zusammenhängend über die Lage der Stigmen, noch über ein stifteführendes Sinnesorgan am Thorax, weder über die abdominalen Drüsen der Larve, noch über den Grund der eigentümlichen Asymmetrie des männlichen Abdomens liegen uns Beobachtungen vor. Nur vereinzelt stoßen wir auf teilweise recht zweifelhafte Angaben über Luftaufnahme (der Imago), über die verschiedene Art des Musizierens, über die Hautatmung der ersten Larvenstadien und über die Asymmetrie des männlichen Abdomens.

Meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. G. W. MÜLLER verdanke ich es, mich auf die Lücken in der Bearbeitung von *Corixa* aufmerksam gemacht zu haben, und ich will auch an dieser Stelle

nicht versäumen, ihm sowohl hierfür zu danken als auch besonders für das Interesse, das er vorliegender Arbeit entgegenbrachte. Zu Danke bin ich auch dem Assistenten Herrn Dr. STREIFF verpflichtet für manchen guten Ratschlag, besonders in der Technik.

I. Teil.

Über die Atmung.

Allgemeines über die Atmung der Wasserwanzen.

Da alle Wasserwanzen, also auch *Corixa*, mit Ausnahme der ersten Larvenstadien im Besitz von offenen Stigmen sind und Kiemen bei ihnen fehlen, so sind sie im allgemeinen gezwungen, den zur Respiration nötigen Sauerstoff der atmosphärischen Luft zu entnehmen. Zu diesem Zweck müssen sie an die Oberfläche des Wassers kommen und hier Luft aufnehmen, die dann zu den Stigmen geleitet wird. Die Luftaufnahme kann nun in recht verschiedener Weise stattfinden und steht im engsten Zusammenhang mit der Lage der für den Atmungsprozeß hauptsächlich in Betracht kommenden Stigmen. Bei schlechten Schwimmern, wie *Nepa* und *Ranatra*, treffen wir am Hinterrande des Körpers eine Atemröhre an, die es den im seichten Wasser liegenden oder an Pflanzen hängenden Tieren ermöglicht, ihre Stigmen fortwährend mit Luft zu versorgen. Bei diesen Formen kommt für die Atmung wohl hauptsächlich das am Grunde der Atemröhre gelegene letzte Abdominalstigma in Betracht. Gute Schwimmer, wie *Notonecta* und *Naucoris*, kommen nur zeitweise an die Oberfläche und nehmen die Luft am Hinterende des Körpers auf. Von hier aus wird nun die Luft, sei es durch flache Rinnen wie bei *Notonecta*, sei es durch einen feinen, die Luft festhaltenden Haarüberzug wie bei *Naucoris*, zu den Stigmen geleitet. — Unter den guten Schwimmern nimmt nun *Corixa* eine Ausnahmestellung insofern ein, als sie die Luft nicht am Hinterende des Körpers, sondern zwischen Kopf und Prothorax oder Pro- und Mesothorax aufnimmt. Zu welchen Besonderheiten hat nun diese eigne Art der Luftaufnahme in bezug auf Lage der Stigmen und Thoraxbildung geführt?

Ehe ich auf diese Frage näher eingehe, soll die Literatur erwähnt werden, die sich auf Zahl und Lage der Stigmen und auf die Morphologie des Thorax der Wasserwanzen bezieht. Ich kann

nich hierbei auf die notwendigsten Angaben beschränken, da DOGS (p. 6 u. 25) dieselbe sehr eingehend berücksichtigt hat.

Literatur über Zahl und Lage der Stigmen und Morphologie des Thorax.

Die erste Arbeit, die sich mit Zahl und Lage der Stigmen bei den Wasserwanzen beschäftigt, ist LÉON DUFOUR's „Recherches anatomiques et physiologiques sur les Hémiptères“ (1833). Er spricht hierin von einem an der Grenze vom 1. und 2. Brustsegment gelegenen thoracalen Stigmenpaar und von einer unbestimmten Anzahl Abdominalstigmen, von denen je 1 Paar auf der Ventralseite der einzelnen Hinterleibsringe zu finden sei. Einige Jahre später (1839) gelang es BURMEISTER, ein 2. thoracales Stigmenpaar zwischen Meso- und Metathorax allgemein nachzuweisen und die Zahl der Abdominalstigmen auf 4—7 Paare zu bestimmen. FIEBER's (1851) Arbeit „Genera Hydrocorum secundum ordinem naturalem in familias disposita“ bringt für die Lösung der Frage nach den Stigmen nichts Neues, ja, im Gegenteil, sie verwirrt hier nur das schon Bekannte. Von unverkennbarem Wert für die Frage nach den Stigmen bei den Wasserwanzen sind die Untersuchungen SCHIÖDTE's (1870): „On some new fundamental Principles in the Morphology and Classification of Rhynchota“. Allen Hemipteren kommen nach ihm ohne Ausnahme 10 Paar Stigmen zu und zwar 3 Paar thoracale und 7 Paar abdominale. Die thoracalen liegen am Hinterrande des betreffenden Thoracalsegments, die abdominalen an der Ventralseite der einzelnen Segmente. Das 1. thoracale Stigma liegt nach SCHIÖDTE in der Pro- und Mesothorax verbindenden Intersegmentalhaut. Vom 2. thoracalen Stigma schreibt er: „The second pair of spiracles is rightly described by earlier authors; it is hidden behind the seam between meta- and mesothorax and is visible only when the animal exerts itself in flying or running“. Das 3. Paar der thoracalen Stigmen beschreibt er als auf dem Rücken unter den Flügeln versteckt liegend und zwar zwischen Metathorax und Abdomen. Es folgen die Arbeiten von PAUL MAYER (1875), HANDLIRSCH (1899), HEYMONS (1899), DOGS (1908), die alle darauf hinauslaufen, 2 Paar thoracale und 8 Paar abdominale Stigmen nachzuweisen, indem das metathoracale Stigma SCHIÖDTE's als 1. abdominales angesprochen wird. HANDLIRSCH begründet seine Auffassung mit der intersegmentalen Lage des meso- und metathoracalen Stigmas (SCHIÖDTE's pro-

und mesothoracales), mit ihrer Größe im Verhältnis zum 1. abdominalen Stigma und mit den von ihnen ausgehenden Tracheenästen. Dem Prothorax schreibt er kein Stigma zu. HEYMONS gelangt auf Grund von entwicklungsgeschichtlichen Studien zu derselben Auffassung über die Lage der Stigmen wie HANDLIRSCH.

Morphologie des Thorax. Ist die Arbeit FIEBER's auch für die Lage der Stigmen ohne Belang, so ist sie doch für die Morphologie des Thorax der Wanzen von großer Bedeutung. Ich muß daher etwas näher auf dieselbe eingehen. Nach FIEBER besteht der Thorax der Wanzen aus 3 Ringen, von denen der vordere Prothorax in freier Verbindung mit den nächsten beiden fest verwachsenen, dem Meso- und Metathorax, steht. Der Prothorax setzt sich aus 4 Teilen zusammen, dem dorsalen Teil oder Pronotum, dem ventralen Teil oder Prosternum und zwei nicht näher bezeichneten Seitenteilen. Der Mesothorax setzt sich zusammen aus dem Mittellückenstück oder Mesonotum, das in 2 Teile zerfällt, in das vom Pronotum bedeckte Stück oder Dorsulum und in dessen meist freiliegenden Fortsatz, das Schildchen oder Scutellum. Die Ventralseite des Mesothorax bezeichnet FIEBER als Mittelbrust oder Mesosternum. Sie besteht gewöhnlich aus einem einfachen Stück, kann sich aber auch aus mehreren Teilen z. B. bei *Corixa* zusammensetzen. Hier unterscheidet er das mittlere größere Stück als Mittelbrustbein, Mesosternum, und zu beiden Seiten ein verschieden geformtes Stück, die Scapula. Mit dem Mesothorax eng verwachsen ist der Metathorax. Er trägt auf der Dorsalseite den Hinterrücken oder das Metanotum. FIEBER beschreibt es als querliegendes, von den Flugorganen bedecktes Stück, zu dessen Seiten die Gelenkpfannen der Hinterflügel liegen. Die Ventralseite des Metathorax besteht aus der Hinterbrust oder dem Metasternum. Bei zusammengesetzter Hinterbrust liegt jederseits des Metasternums das Seitenstück, Pleurum, und nur bei *Corixa* kommt noch das Hinterseitenstück, Parapleurum, hinzu.

SCHÜDTE läßt sich auf eine nähere Morphologie des Thorax nicht ein und übernimmt die Bezeichnungen FIEBER's. Nur über das Parapleurum bei *Corixa* macht er eine Bemerkung, die ich der Wichtigkeit wegen zitieren möchte: „It is likewise an erroneous appreciation of facts when it is stated, that the metathorax in *Corixae* is furnished with parapleurae, that is epimera separate from episterna; for the coxal do not at all articulate with those parapleurae, which are nothing but lamelliform projections of the

metathorax itself, separated by an indentation which serves to get more space for the bending forwards of the posterior limb.“ Nach SCHIÖDTE haben wir also in dem Parapleurum FIEBER's keine selbständige Seitenplatte des Thorax zu erblicken, sondern nur einen Fortatz des Metathorax.

HEYMONS unterscheidet zunächst an jedem der 3 Thoracalsegmente folgende Anlagen: 1. die Sternitanlagen, 2. die paarigen Beinanlagen und 3. die paarigen Anlagen der Tergite. Die Tergitanlagen vereinigen sich zu Pro-, Meso- und Metanotum. An den Beinanlagen tritt eine undeutliche Gliederung in 4 Abschnitte ein, die im wesentlichen Coxa, Femur, Tibia und Tarsus entsprechen. „Von dem proximalen Teil des Femur gliedert sich später der Trochanter ab, und von dem proximalen Teil der Coxa ein Stück, welches ich als Subcoxa bezeichnet habe.“ Die Subcoxa bildet den Übergang zum Rumpfe, ist genetisch aber noch als zum Bein gehörig zu betrachten. Im weitem Entwicklungsverlauf schmilzt die Subcoxa in das Sternum des zugehörigen Thoraxsegments ein und stellt mit diesem zusammen erst die eigentliche Bauchplatte dar. Die Verschmelzung zwischen Subcoxa und Sternum kann eine derartige sein, daß zwischen beiden eine Grenze überhaupt nicht erhalten bleibt. Dies pflegt namentlich am Prothorax der Fall zu sein. Bei den Wasservanzen (Cryptoceraten) findet zwischen Meso- und Metasternum einerseits und den Subcoxen andererseits in der Regel keine so innige Vereinigung statt, sondern diese letztern erhalten sich noch mehr oder weniger deutlich in Gestalt selbständiger, durch Nähte oder Furchen abgegrenzter Stücke als *Laminae subcoxales*. Sie sind im Mesothorax identisch mit den *Scapulae*, im Metathorax mit den Pleuren der von FIEBER gegebenen Terminologie. Die Stigmen werden nach HEYMONS am Vorderrande des Meso- und Metathorax zwischen Extremität und Tergitanlage angelegt. Sie gelangen aber noch während der Embryonalanlage zwischen Pro- und Mesothorax, resp. Meso- und Metathorax. „Gewissermaßen als Ersatz hierfür schließt sich das 1. abdominale Stigmenpaar dem hintern Rande des Mesothorax [gemeint ist wohl Metathorax. D. Verf.] an. Die Thoraxsegmente sind durch diese Vorgänge in den Besitz von Stigmen gelangt, die ihnen ursprünglich nicht angehören. Natürlich erfolgt bei diesen Wachstumsprozessen nicht nur eine Verschiebung der eigentlichen Stigmen selbst, sondern mit diesen tritt gleichzeitig auch die das Stigma unmittelbar umgebende Hypodermispartie hinüber. Die letztere bezeichne ich als Stigmenträger oder Pleurit.“

Die von FIEBER bei *Corixa* als Parapleuren bezeichneten Nebenseitenstücke hält HEYMONS für möglicherweise identisch mit solchen Pleuriten, wie sie bei *Nepa* besonders schön angelegt sind.

Der Übersicht wegen will ich die verschiedenen Bezeichnungen der Seitenteile des Meso- und Metathorax bei *Corixa* noch einmal zusammenstellen. Nach FIEBER bilden am Mesothorax die Scapulae, am Metathorax die Pleura und Parapleura die seitliche Begrenzung. SCHIÖDTE nimmt am Mesothorax ebenfalls die Scapulae, am Metathorax nur die Pleura als seitliche Begrenzungsstücke an. Die Parapleura sind nach ihm keine selbständigen Seitenplatten. HEYMONS nennt die Scapulae Subcoxalplatten 2 (mesothoracale), die Pleura Subcoxalplatten 3 (metathoracale). Die Parapleura hält er für möglicherweise identisch mit den Pleuriten von *Nepa*. Bis auf letztere Bezeichnungsweise, die auf einer falschen Vermutung beruht, schließe ich mich der von HEYMONS geprägten Terminologie an.

Die Stigmen werde ich der Einfachheit wegen numerieren und zwar in der Richtung von vorn nach hinten. Stigma 1 ist also als das Stigma des Mesothorax oder als mesothoracales Stigma, Stigma 2 als metathoracales, Stigma 3 als 1. abdominales, Stigma 4—10 als 2.—8. abdominales aufzufassen.

Technik.

Meine Untersuchungen über die äußere Morphologie habe ich in der Hauptsache an frischen Tieren nach vorheriger Ätherisierung vorgenommen. Zum Auffinden der Stigmen eigneten sich am besten Kalilaugenpräparate. Für die Herstellung von Schnitten wurde mit Alkohol 96 ‰ und FLEMMING fixiert, nachdem den Tieren die Flügel, der Kopf, Prothorax, Beine und Abdomen entfernt worden waren. Durch die ganze Imago gelangen unversehrte Schnitte nur selten wegen der überaus großen Sprödigkeit des Chitins. Larven und frisch gehäutete Imagines bereiteten dagegen dem Schneiden keine Schwierigkeiten. Gefärbt wurde mit Borax-Karmin, Hämatoxylin (DELAFIELD) und Eisen-Hämatoxylin (HEIDENHAIN). Besonders bei letzterer Färbungsmethode schwammen die Schnitte während der Behandlung ab. Um diesem Übelstande abzuhelpfen, wandte ich nach den Angaben SCHWABE's eine Photoxylinlösung an, in die ich die Schnitte nach dem Auflösen des Paraffins brachte. Es gelang mir so, ganze Schnittserien auf dem Objektträger festzuhalten.

Auf die für die Behandlung des Sinnesorgans nötige Technik komme ich an späterer Stelle zu sprechen.

Das zur Bearbeitung nötige Material lieferten mir die in der Umgebung Greifswalds gelegenen Tümpel. *Corixa* lebt hier vergesellschaftet mit andern Wasserwanzen, Käferlarven usw. meist in der mehr oder weniger spärlichen Vegetation verborgen. Folgende Arten von *Corixa* sind von mir in der Umgebung Greifswalds gefangen worden: *Macrocorixa geoffroyi* (LEACH), *Macrocorixa dentipes* (THOMS.), *Corixa linnéi* (FIEB.), *Corixa moesta* (FIEB.), *Cor. distincta* (FIEB.), *Cor. striata* L., *Cor. falleni* (FIEB.), *Cor. limitata* (FIEB.), *Cor. semistriata* (FIEB.), *Cor. fossarum* (LEACH), *Callicorixa praeusta* (FIEB.), *Cymatia coleoptrata* F.).

Meine Untersuchungen habe ich hauptsächlich an *Macrocorixa geoffroyi* angestellt, und sofern ich nichts Besonderes erwähne, beziehen sich meine Angaben auf diese Art. Die übrigen erwähnten Arten wurden mehr zum Vergleich herangezogen.

Atmung der Larve.

Wie bei allen hemimetabolen Insecten, so ähnelt auch in vieler Beziehung die Larve von *Corixa* der Imago. Doch zeigen sich in bezug auf die Lage der Stigmen und auf die äußere Morphologie so große Unterschiede in den einzelnen Stadien, daß ich gezwungen bin, dieselben einzeln zu behandeln. Da ich in der Literatur keine Angaben über die Zahl der Stadien fand, so habe ich sie bei dieser Gelegenheit mit feststellen müssen. Ich will hierzu bemerken, daß es nicht so leicht war, dies zu tun, wie es scheint. Es war äußerst schwer, die jungen Larven im Aquarium zu halten, da ich jedenfalls nicht die geeigneten Lebensbedingungen für sie schaffen konnte. Durch Vergleich der Funde in den Teichen konnte ich anfangs auch zu keinem Resultat gelangen, da in jedem Teich mindestens 3—4 Arten vorkamen, deren jüngste Larvenformen nur äußerst schwer auseinander zu halten sind. Schließlich gelang es mir aber doch, durch Züchtung und Vergleich mit den Funden die Zahl 5 als die Zahl der Larvenstadien wenigstens für *Macrocorixa geoffroyi* festzustellen. Da die 2 ersten Stadien sich wesentlich, auch in physiologischer Hinsicht, von den übrigen Larvenstadien unterscheiden, so bin ich gezwungen, sie getrennt zu behandeln.

1. Erstes und zweites Stadium.

Der Hauptunterschied von den ältern Larvenformen ist wohl der, daß der Kopf noch in fester Verbindung mit dem als ge-

geschlossener Ring erscheinenden Thorax steht (Taf. 24, Fig. 1, 2). Das für die Luftaufnahme der ältern Larven so wichtige Absetzen des Kopfes vom Thorax ist noch nicht erfolgt. Diese jüngsten Larven können also nicht an dieser Stelle Luft aufnehmen. Wir sehen, daß sie überhaupt nicht an die Oberfläche kommen, obwohl sie nicht im Besitz von Kiemen sind. Wie erfolgt nun die Atmung?

Es wurde schon weiter oben als einzige Ausnahme von dem Vorhandensein offener Stigmen bei den Wasserwanzen konstatiert, daß die ersten Stadien der *Corixa*-Larven ein geschlossenes Tracheensystem besitzen. Es ist dies eine Tatsache, die schon SCHMIDT-SCHWEDT in: ZACHARIAS, „Die Tier- und Pflanzenwelt des Süßwassers“ erwähnt. Nach ihm bieten die Larven von *Corixa* vor der ersten Häutung eine Abweichung von den ältern Larven, indem sie nicht an die Oberfläche kommen, sondern Hautatmung besitzen. Das Tracheensystem ist zu dieser Zeit an manchen Stellen der Haut sehr fein und reich verzweigt, aber besitzt keine funktionsfähigen Stigmen. Auch DOGS (p. 8) erwähnt diese Tatsache als einzige Ausnahme offener Stigmen bei den Wasserwanzen. Im großen ganzen sind diese Beobachtungen richtig. Ich möchte nur ergänzend hinzufügen, daß wir diese Atmungsweise auch noch im 2. Larvenstadium antreffen. Die Stigmen mit ihren Stigmengängen sind selbstverständlich angelegt, letztere sind aber kollabiert, also funktionslos. Die Lage der Thoraxstigmen in diesen Stadien nachzuweisen, gelang mir nicht mit Sicherheit.

Zur Kontrolle für obige Behauptung, daß die Tiere nicht an die Oberfläche des Wassers zur Luftaufnahme zu kommen brauchen, sondern Hautatmung besitzen, stellte ich noch folgenden Versuch an. Am 6. Juni brachte ich 10 Larven vom 1. und 2. Stadium so unter Wasser, daß sie die Oberfläche nicht erreichen konnten. Am 10. Juni lebten noch alle Larven, am 14. noch 4. Vergleicht man dieses Resultat mit dem entsprechenden bei ältern Larven (diese können nicht länger als 2 Stunden im Wasser leben, ohne an die Oberfläche zu gelangen), so ist der Unterschied ersichtlich. Bemerkenswert ist wohl noch die Tatsache, daß Larven auch nach der zweiten Häutung, obwohl sie dann, wie wir gleich sehen werden, im Besitze von offenen Stigmen sind, nicht sofort an die Oberfläche kommen, sondern noch stundenlang so im Wasser herumschwimmen.

2. Drittes bis fünftes Stadium.

a) Kurze Morphologie des Thorax unter besonderer Berücksichtigung der durch die Atmungsweise bedingten Veränderungen. Stigmenverlagerungen.

Als wichtigste Veränderung tritt mit der zweiten Häutung die freie Beweglichkeit des Kopfes gegen den übrigen Körper auf. Der Kopf ist an seinem hintern Teil etwas konkav ausgehöhlt und läuft dorsal und hinten spitz zu. Er verdeckt zum Teil den ebenfalls vom übrigen Thorax abgesetzten Prothorax (vgl. Taf. 24, Fig. 4a). Da während der postembryonalen Entwicklung im 3. bis 5. Larvenstadium nicht nur die Anlagen der Flügel sich allmählich herausbilden, sondern auch wichtige Veränderungen in bezug auf Zusammensetzung des Thorax und eng verknüpft hiermit auch auf die Lage der Stigmen eintreten, so werde ich diese Stadien gesondert behandeln.

Drittes Stadium (hierzu Taf. 24, Fig. 3, 5, 6). In diesem Stadium finden wir nur die Anlage der Deckflügel als Ausstülpung am Hinterrande von Tergit 2 vor. Die Tergite, wie HERMONS die Rückenteile des Thorax bezeichnet, sind lateralwärts stark umgebogen und nehmen Anteil an der Bildung der ventralen Seite. Es sind dies dieselben umgeschlagenen Ränder der Tergite, wie sie HERMONS für die Larven von *Naucoris* und *Notonecta* nachgewiesen hat und die er Paratergite nennt. Er schreibt über dieselben allgemein: „Es ist hervorzuheben, daß im Thorax Tergite und Paratergite nicht abgegliedert sind, sondern daß eine Grenze zwischen ihnen lediglich durch den scharfen Seitenrand des Körpers hergestellt wird.“ Ich betone nochmals, daß es sich bei den Paratergiten also nicht um selbständige Chitinteile handelt, sondern nur um Fortsätze des Mesos- resp. Metanotums. Ich nehme trotzdem für sie den Namen Paratergite an, da sie sich doch eben durch ihre Lage von den Tergiten abheben. Während die Paratergite (*Pt*) ihrerseits lateralwärts stark umbiegen und in die Tergite (*T*) sich fortsetzen, grenzen sie medialwärts an die schon etwas nach außen gewölbten Subcoxalplatten (*Sbp*) 2 und 3 mit deutlicher Naht an. Fig. 5 gibt uns einen schematischen Schnitt in der Ebene der Linie *A—B* in Fig. 6 wieder. Wir erkennen hier deutlich, wie die Grenze zwischen Tergit und Paratergit durch den Seitenrand des Körpers gebildet wird. Eigentlich kann wohl nicht von einer selbständigen Subcoxalplatte 3 ge-

sprochen werden. Wir werden sehen, daß sie bei allen Larvenformen mit dem Sternum verschmolzen ist und erst bei der Imago als abgegrenztes Skeletstück auftritt. Ein seitliches Überwölben von Subcoxalplatte 2 über Subcoxalplatte 3 ist in diesem Stadium noch nicht wahrzunehmen.

Wo liegen in diesem Stadium die Stigmen? Stigma 1 (Sti_1) hat schon seine definitive Lage. Es befindet sich auf der ventralen Seite der Intersegmentalhaut, die Prothorax und Mesothorax verbindet. Seine Lage ist aus Fig. 9 ersichtlich. Stigma 2 (Sti_2) finden wir an der Grenze von Subcoxalplatte 2 und 3, dem Körperrand genähert. Seine Öffnung ist in diesem Stadium noch ventral gerichtet (Fig. 6). Besonders interessant ist die Lage von Stigma 3 (Sti_3). Es liegt nämlich am hintern Rande von Paratergit 3 und zwar etwa in dessen Mitte. Seine Öffnung liegt ebenfalls ventral (Fig. 6). Auf die Lage der übrigen Stigmen brauche ich nicht einzugehen. Sie ist die für die abdominalen Stigmen der Wanzen bekannte, d. h. auf der Ventralseite des Abdomens gelegen. Ich kann es daher unterlassen, sie bei den übrigen Larvenformen sowie bei der Imago zu berücksichtigen.

Viertes Stadium (hierzu Fig. 7 u. 8). Die wichtigste morphologische Veränderung gegenüber dem 3. Stadium ist wohl die schon im vorigen Stadium angedeutete, jetzt aber bedeutend mehr hervortretende Wölbung und Vergrößerung der Subcoxalplatte 3. Eine Folge hiervon ist, daß die Subcoxalplatte 3 und Paratergit 3 trennende Naht dorsal verschoben ist, so daß das anschließende, im vorigen Stadium rein ventral gelegene Paratergit lateral gelegen ist. Es setzt sich mit tiefer Faltenbildung von Subcoxalplatte 3 ab und hat schon nicht mehr die einfache Gestalt des 3. Stadiums, sondern nimmt mehr seine definitive schuppenförmige Gestalt an. Diese entsteht dadurch, daß sich das an das Paratergit anschließende Tergit 3 auch lateral einbuchtet und so eine zweite Falte bildet, die in analer Richtung an Tiefe gewinnt und bis zum 1. abdominalen Segment verläuft. (Vgl. Fig. 8, die einen schematischen Schnitt in der Ebene der Linie *A—B* in Fig. 7 wiedergibt.) Dort wo die Falte am tiefsten ist, finden wir Stigma 3 gelegen, dessen Öffnung also in diesem Stadium nicht mehr rein ventral, sondern mehr lateral liegt. Subcoxalplatte 2, die sich an ihrem Vorderrande besonders stark konvex dorsalwärts wölbt, greift am hintern, ebenso gewölbten Rande über die folgende Subcoxalplatte 3 etwas hinüber. Stigma 2 hat durch diese Wölbung auch eine mehr laterale Lage

gewonnen. Stigma 1 liegt an seinem alten Platz. Das im vorigen Stadium auftretende Paratergit 2 hat seine Selbständigkeit verloren, d. h. es hebt sich nicht vom Tergit ab.

Fünftes Stadium (hierzu Fig. 9 u. 10). Im 5. Stadium finden wir beide Flügelanlagen wohl ausgebildet vor und zwar als Ausstülpungen am Hinterrande der entsprechenden Tergite. Wir sehen, wie sie lateral stark umbiegen und fast die ganze Seite der Larve bedecken (Fig. 10a). Zum bessern Verständnis gebe ich einige Schnitte durch verschiedene Regionen des Meso- und Metathorax wieder. Fig. 10a zeigt uns einen Schnitt in der Richtung der Ebene *A—B* in Fig. 9, die das Stigma 2 trifft. Wir sehen die Subcoxalplatte 2 bis zum Stigma verlaufend und hier ansetzend das Mesonotum mit der herabgebogenen Deckflügelanlage. Fig. 10b gibt uns einen Schnitt in der Richtung der Ebene *CD* wieder. Wir sehen, wie sich Subcoxalplatte 2 über Subcoxalplatte 3 wölbt und wie sie im Punkt *A'* zusammenstoßen. Punkt *B'* ist die Grenze zwischen Subcoxalplatte 3 und Paratergit 3, das aber in dieser Region sich nicht deutlich abhebt. Aber in den Figg. 10c u. d, die Schnitte in der Richtung der Ebenen *E—F* und *G—H* wiedergeben, ist das Paratergit deutlich abgesetzt. Fig. 10c zeigt bei Punkt *B'* als Grenzlinie von Subcoxalplatte 3 und Paratergit 3 die schon im vorigen Stadium erwähnte Rinne, die analwärts tiefer wird, wie auch aus Fig. 10d ersichtlich ist. In Fig. 10e (in der Richtung der Ebene *IK*) ist Subcoxalplatte 3 nicht mehr getroffen, sondern nur das Paratergit, das dorsal in das Tergit des ersten Abdominalsegments übergeht, ventral an das Sternit vom zweiten Abdominalsegment grenzt und so die gewaltige Coxa 3 dorsal begrenzt. Die Tergite des 1. und 2. Abdominalsegments bilden lateral noch eine Falte, die in Fig. 9 als gestrichelte Linie angedeutet ist. Unter dieser Falte nun und am Hinterrande von Paratergit 3 liegt das Stigma 3, dessen Öffnung lateral gerichtet ist. Die übrigen Stigmen haben keine besondere Verschiebung erlitten.

b) Luftaufnahme der Larve und Leitung zu den Stigmen.

Wir bemerkten schon weiter oben, daß die Larven des 3. bis 5. Stadiums zur Luftaufnahme an die Oberfläche kommen. Wie geht nun die Luftaufnahme vor sich und wie die Leitung zu den Stigmen?

Beobachten wir eine Larve bei der Luftaufnahme, so sehen wir

sie mit dem Kopf an die Oberfläche des Wassers gelangen und sofort wieder mit kräftigen Ruderschlägen in die Tiefe schwimmen, so daß eine Beobachtung der Luftaufnahme unmöglich ist. Über die Art und Weise, wie ich das Tier zwang, die Luftaufnahme zu verlängern, vergleiche man bei der Imago (S. 389). Es zeigte sich, daß die Larven den Kopf nach vorn bogen und mehrere Male vor- und zurückbewegten. Die aufgenommene oder besser aufgesogene Luft wird zwischen Kopf und Thorax festgehalten durch Haare, die sich am Hinterrande des erstern befinden und in der Ruhelage über den Prothorax hinweg bis zum Mesothorax reichen. Auch der Hinterand des Prothorax ist mit längern Haaren versehen, die sich ebenfalls dem Mesothorax eng anlegen (vgl. Fig. 4a). Von diesem Raum aus überzieht nun die Luft das mit Haaren reich besetzte Mesonotum und die Deckflügelanlagen. Bei den Larven des 3. und 4. Stadiums, wo ja die Anlagen der Flügel noch nicht vollkommen ausgebildet sind, finden wir die Stellen, an denen wir später die Flügelanlagen antreffen, mit Haaren besetzt, die ebenfalls Luft festzuhalten vermögen. Doch diese Luft würde mit den Stigmen in gar keine Berührung kommen, wenn wir nicht außerdem die ganze ventrale Fläche des Tieres mit Luft überzogen fänden, die ebenfalls durch feine Behaarung festgehalten wird und die mit der Luft auf dem Rücken kommuniziert. Es ist also das ganze Tier mit Ausnahme der Tergite von Metathorax und Abdomen mit einer Luftschicht überzogen, in der sämtliche Stigmen gelegen sind. Die Flügelanlagen hindern den Luftzutritt zu den Stigmen 2 und 3 nicht, da sie sich nicht fest an die Seitenteile des Thorax legen, sondern nur über dieselben wölben (vgl. Fig. 10a). Den Rinnen scheint noch keine Aufgabe für die Leitung der Luft zuzufallen. Wegen der Verteilung der Luft vergleiche bei der Imago (S. 390).

Atmung der Imago.

a) Morphologie des Thorax unter Berücksichtigung der durch die Atmungsweise bedingten Veränderungen. Stigmenlage.

Der auffälligste äußere Unterschied von dem ältesten Larvenstadium ist neben der Ausbildung der Flügel die kolossale Ausdehnung des Pronotums, eine Tatsache, die mit der Atmungsweise der Imago in enger Beziehung steht. Diese Erscheinung tritt in

den Figg. 4b u. 11 deutlich hervor. Aus Fig. 4b ist ebenfalls ersichtlich, wie tief sich der Kopf und im Gegensatz zur Larve auch der Prothorax vom übrigen Rumpfe absetzen. Der mit schwarzgelben Linien versehene hintere, dreieckige Teil des Pronotums paßt sich in seiner Gestalt und Wölbung dem folgenden Mesonotum so genau an, daß er in der Ruhelage dasselbe vollständig verdeckt. Durch das starke Absetzen des Prothorax vom übrigen Körper wird bedingt, daß das folgende Mesonotum, eine gewaltige, stark gewölbte Platte, mit seinem Vorderrande fast in die Ebene der ventralen Körperfläche zu liegen kommt. Es zeigt besonders an seiner stärksten Krümmung einige rinnenförmige Einsenkungen, die vielleicht für die Leitung der Luft mit von Wichtigkeit sind. Das Mesosternum erscheint bei *Corixa* als einfache, trapezförmige Chitinplatte, die an ihrer vordern Seite eine starke Einbuchtung aufweist. An dieser Einbuchtung setzt die Intersegmentalhaut zwischen Pro- und Mesothorax an, in der wir, genau wie bei der Larve, das erste Stigmenpaar antreffen. Beim Abreißen des Prothorax vom übrigen Körper reißt die Intersegmentalhaut gewöhnlich so durch, daß das Stigma mit zerrissen wird.

Interessant ist nun die seitliche Begrenzung des Mesothorax. Nach FIEBER müßten wir vermuten, hier eine einheitliche Platte, die Scapula, anzutreffen. Betrachten wir das Tier von der Seite, ohne den Deckflügel zu heben, so scheint es sich auch so zu verhalten. Wir erblicken eine gelbe, quadratische Platte seitlich gelegen, an die sich ventral eine schmalere Platte ansetzt, die bis zum Coxalgelenk des zweiten Beinpaares reicht. Dorsal schließt diese quadratische Platte an den Deckflügel an. Heben wir nun letztern hoch, so blicken wir in einen Hohlraum (*H*) hinein, der zwischen Körperwand und der quadratischen Platte sich ausdehnt (vgl. Fig. 12a). Wir haben also in unserer quadratischen Platte keine einfache Begrenzungsplatte des Körpers vor uns, sondern eine Ausstülpung einer Platte und zwar der Scapula FIEBER's, oder, um unsere frühere Terminologie wieder anzuwenden, der Subcoxalplatte 2 (vgl. Taf. 25, Fig. 18). Mit ihren vordern und ventralen Kanten ist diese Platte mit den umgebenden Skeletteilen, also mit der eigentlichen Subcoxalplatte 2 und Subcoxalplatte 3, verwachsen. Ihre hintere Kante legt sich dem folgenden Thoraxabschnitt, der sich unter der quadratischen Platte stark nach innen senkt, eng an. Ihre dorsale Kante ist verbreitert in der Weise, wie es Fig. 18 zeigt. Sie paßt sich dem umgebogenen Costalrand des Deckflügels

eng an. Auf diese Weise wird der Hohlraum dorsalwärts verschlossen. Wir werden späterhin sehen, von welcher Wichtigkeit für das Tier der Abschluß dieses Hohlraumes gegen das Wasser ist. Finden wir nun von diesem Hohlraum bei der Larve schon eine Andeutung? Werfen wir nochmals einen Blick auf Fig. 9, so fällt uns, wie auch schon früher erwähnt, das Übergreifen von Subcoxalplatte 2 über Subcoxalplatte 3 auf, das auch Fig. 10b deutlich zeigt. Stellen wir uns nun dieses Übergreifen weiter ausgedehnt vor, so können wir uns eine ungefähre Vorstellung von der Entstehung dieses Hohlraumes machen (vgl. Textfig. A u. B). Bemerkenswert ist an der analen Kante unserer quadratischen Platte und zwar dorsal noch eine kleine, rechteckige Ausstülpung (Taf. 24, Fig. 12a *Fs*), die sich mit einer Vertiefung von der quadratischen Platte absetzt. Sie ist deshalb von Wichtigkeit, weil sie den umgebogenen Costalrand des Deckflügels in die Vertiefung aufnimmt und ihm so einen festen Halt verleiht.

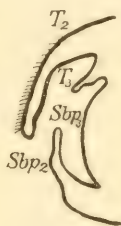


Fig. A.
Larve.

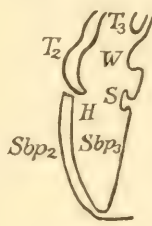


Fig. B.
Imago.

*T*₂ Tergit des Mesothorax (bei der Imago Deckflügel). *T*₃ Tergit des Metathorax (bei der Imago Flügel). *Sbp*₂, *Sbp*₃ Subcoxalplatte des Meso- resp. Metathorax. *S* Sinnesorgan. *W* Wulst. *H* Hohlraum.

Am Grunde des Hohlraumes nun liegt Stigma 2, und zwar grenzt es mit seiner analen Kante an einen Vorsprung, mit dem sich die Subcoxalplatte 3 in die Subcoxalplatte 2 erstreckt. Dieses genannte Eingreifen erkennt man am besten aus Fig. 19, die uns eine Innenansicht bietet und aus der man gleichzeitig die Lage von Stigma 2 ersehen kann. Wir können also sagen, daß Stigma 2 an der Grenze von Meso- und Metathorax gelegen ist oder genauer an der Grenze ihrer Seitenteile. Dorsal vom Stigma liegt eine elliptische Fläche, auf der ein kolbenförmiger Körper sitzt, den ich in Fig. 12a mit *Ko* bezeichnet habe und der uns später noch beschäftigen wird. Dorsal hiervon erkennt man einen Chitinwulst, den ich mit *W* bezeichnen möchte und der morphologisch wohl zu dem dorsal sich anschließen-

den Metanotum zu rechnen ist. Es würde dann auch der die elliptische Fläche umgebende Chitinrahmen zum Metanotum zu rechnen sein. Das letztere ist eine gewaltige, gewölbte Platte, die an ihrem vordern Rand zusammen mit dem Hinterrand des Mesonotums eine tiefe Rinne bildet, die dem vordern Rand des Deckflügels eine feste Stütze verleiht und bis zum Hohlraum verläuft. Wichtig für uns ist ihr halbrinnenförmiges Einbiegen an der vom Flügelgelenk lateral gelegenen Seite. Da sich nun auch der dorsale, an das Metanotum angrenzende Teil der bei der Imago als selbständige Platte ausgebildeten Subcoxalplatte 3 (*Scp*₃) halbrinnenförmig einbiegt, so entsteht auf diese Weise eine Art Rinne. Diese setzt breit am eben beschriebenen Hohlraum an und verjüngt sich analwärts allmählich. Sie soll von mir als Luftrinne (*R*, Fig. 12a) bezeichnet werden. Während zu Beginn der Rinne die genannten Skeletteile annähernd in der tiefsten Stelle der Rinne aneinander grenzen, weicht mit der Verjüngung der Rinne die Anteilnahme der Subcoxalplatte 3 zurück, so daß die Rinne am Ende nur noch von dem Metanotum gebildet wird. Die Andeutung dieser Rinne war durch alle Larvenstadien zu beobachten (vgl. Fig. 6, 8, 10c u. d). Hinter der Rinne nun sehen wir das Metanotum in eine etwa quadratische Platte auslaufen, die, der darunter liegenden Coxa des 3. Beinpaars genau angepaßt, in schöner Rundung nach der Ventralseite des Körpers verläuft. Sie grenzt hier an das Sternit des 2. Abdominalsegments an (das Sternit des 1. Abdominalsegments bildet nach VERHOEFF ein Muskelphragma). An diese quadratische Platte setzt sich nun scheinbar lateral und zwar senkrecht zu ihr eine gelbe, schuppenförmige Platte an, die aber bei genauerer Präparation sich aus 2 Platten zusammengesetzt erweist. Wir müssen also annehmen, daß unser quadratischer Fortsatz des Metanotums sich aus 2 Lamellen zusammensetzt, die sich lateral voneinander absetzen, wie es uns Fig. 12b zeigt. Wir sehen beide Platten, die gelbe und die darunter liegende schwarze, bis zur Ansatzstelle der Coxa 3 verlaufen, die sich äußerlich etwa mit dem Ende der Rinnenbildung deckt. Zum Teil werden sie von der Subcoxalplatte 3 verdeckt. Sie begrenzen und schützen die Coxa 3, die enorm entwickelt ist (man bedenke, welch ausgezeichneten Schwimmer *Corixa* ist). Was haben wir nun in diesen Platten, die sich also als Fortsätze des Metanotums erwiesen haben, für Skeletteile der Larve zu suchen? Es ist für mich unzweifelhaft, daß wir in ihnen unser Paratergit 3 wiederfinden. Wir brauchen uns nur in Fig. 10e die beiden Ränder

$a-b$ und $a'-b'$ genähert zu denken, die Erweiterung aber senkrecht zu dieser Platte abgeplattet, und wir gelangen zu Fig. 12b, die einen schematischen Schnitt durch diese Region wiedergibt. Es ist also die Kompliziertheit des Metathorax bei *Corixa* durch das Auftreten dieses scheinbar selbständigen, von FIEBER als Parapleurum beschriebenen Skeletstückes lediglich auf die gewaltige Entwicklung der Coxa 3 zurückzuführen, zu deren Schutz das Metanotum sich in das Paratergit 3 verlängert hat.

Erwähnenswert scheint mir noch die Tatsache zu sein, daß sich sowohl der an den Deckflügelrand grenzende Teil der Subcoxalplatte 3 als auch das Paratergit 3 und die Pleuren der ersten Abdominalsegmente genau dem Verlauf des Costalrandes des Deckflügels anpassen. Wir erkennen aus Fig. 11 deutlich dieses genaue Ineinanderpassen genannter Teile.

Es erübrigt sich für uns nur noch, auf die Frage nach der Lage von Stigma 3 einzugehen. Dieses vor allen andern durch seine Verlagerung ausgezeichnete Stigma treffen wir nun bei der Imago rein dorsal gelegen an und zwar in der Thorax und Abdomen verbindenden, z. T. sehr breiten Intersegmentalhaut, dem Anrande des Metanotums genähert. Seine genaue Lage erkennt man aus Fig. 12a (Sti_3). Wir haben also gesehen, wie dieses Stigma im Laufe der Entwicklung der Larve zur Imago seine definitive Lage auf dem Rücken gewinnt. Hängt diese Verschiebung nun mit der Atmungsweise der Imago zusammen? Auf diese Frage wird uns der nächste Abschnitt Antwort geben.

b) Luftaufnahme und Leitung zu den Stigmen.

Bei Besprechung der Larve sahen wir, daß sie zur Luftaufnahme an die Oberfläche kommt, den Kopf nach vorn biegt und wieder in die Tiefe schwimmt. Ganz ähnlich verhält sich nun auch die Imago. Auch sie kommt an die Oberfläche, biegt den Kopf stark nach vorn und schwimmt mit offener Anstrengung wieder der Tiefe zu. Dieser Vorgang geht bei Larve und Imago meist mit so großer Geschwindigkeit vor sich (bei *Macrocorixa g.* dauert er höchstens $\frac{1}{2}$ Sek., bei kleinern Arten $\frac{1}{4}$ Sek.), daß wir ihn gewöhnlich nicht beobachten können. Ich brachte daher, um die Luftaufnahme zu verlangsamen, Kohlensäure über das Wasser, was den Erfolg hatte, daß die Tiere viel länger als sonst an der Oberfläche blieben. Es zeigte sich hierbei nun, daß die Larven den Kopf, die Imagines Kopf und Prothorax einige Male nach vorn bewegten, als

wollten sie die Luft in ihre Bahnen pressen (Taf. 24, Fig. 11). Wir müssen also wohl sagen, daß bei der Imago Luft auch zwischen Pro- und Mesothorax aufgenommen werden kann, wenn auch diese Aufnahme viel unbedeutender zu sein scheint als die zwischen Kopf und Prothorax. Ich habe oft genug beobachtet, daß Tiere nur auf letztere Weise Luft aufnehmen. Sobald das Tier nun Luft eingesogen hat, taucht es fast in senkrechter Richtung unter. Vielleicht wird durch das hierdurch bedingte plötzliche Drücken von Kopf und Prothorax gegen den übrigen Thorax die Luft, die sich zwischen ihnen befindet, in ihre vorgeschriebenen Bahnen gepreßt, d. h. sie dient zunächst zur Erneuerung der Luftschicht, die die ganze Ventralseite des Tieres überzieht. Die Schwimmbewegungen beim Untertauchen sowie der Auftrieb der Luft werden hierbei die Luft bis an das Hinterende des Abdomens gelangen lassen. Selbstverständlich werden hierdurch sämtliche Abdominalstigmen und das erste Thoracalstigma mit Luft versorgt. Wie gelangt aber die Luft zu den übrigen Stigmen, Stigma 2 und 3? Betrachten wir eine *Corixa*-Imago unter Wasser von der Seite, so sehen wir durch helle Streifen am Deckflügel hindurch (vgl. Fig. 11) Luft glänzen. Unter den Flügeln befindet sich also Luft und zwar augenscheinlich im ganzen Raume unter den Flügeln. Wir sehen sie aber nur an den genannten durchsichtigen Stellen der Deckflügel hindurchglänzen. Wie gelangt nun die Luft dorthin? Der einzige Zugang, der dazu dienen kann, Luft unter die Flügel gelangen zu lassen, ist die Stelle zwischen dem quadratischen Fortsatz des Metanotums und dem Abdomen, dort, wo sich die erwähnte schwarze Platte nach der Ventralseite wölbt (vgl. S. 388). An dieser Stelle kommuniziert also die Luft unter den Flügeln mit der Luftschicht des Abdomens und wird von hier aus erneuert. Eine direkte Verbindung des Hohlraumes nach vorn, so daß die Luft von hier aus ergänzt werden könnte, vermochte ich nicht aufzufinden. Der besondern Leitung der Luft unter den Deckflügeln wird die Luftrinne dienen, von der aus die Luft auch in den schon mehrfach erwähnten Stigma 2 umfassenden Hohlraum gelangt. Es ist dies auch von besonderer Wichtigkeit für das späterhin zu behandelnde, ebenfalls im Hohlraume gelegene Sinnesorgan (*Ko* in Fig. 12a). Selbstverständlich tritt so auch Stigma 3 mit der Luft- hülle in Verbindung.

c) Atmung unter Wasser.

Beobachten wir eine *Corixa* unter Wasser, so sehen wir, wie sie sich mit dem mittlern Beinpaar festklammert, während sie mit dem hintern Beinpaar von Zeit zu Zeit eine Schwimmbewegung ausführt. Die in der Ruhelage genau horizontal ausgestreckten Hinterfüße schlagen hierbei so heftig nach hinten, daß der ganze Körper ein Stück nach vorn bewegt wird, ohne aber seine Unterlage zu verlassen. Wozu führt nun *Corixa* (Larve und Imago) diese Bewegung aus?

Beobachten wir einmal ein Tier kurz nach der Luftaufnahme. Wir sehen, wie es, nachdem es Luft eingesogen hat, schnell in die Tiefe schwimmt und sich in der oben beschriebenen Weise festsetzt. Nach kurzer Zeit fährt es bald gleichzeitig, bald abwechselnd rechts und links mit den Hinterfüßen vom Kopf oder Prothorax aus über die Deckflügel, als wollte es die unter denselben vorhandene Luft nach hinten schieben oder wenigstens gleichmäßig unter die Flügel verteilen. Die Beinverdrehung bei diesen Bewegungen ist so, daß der in der Ruhelage vordere Rand des Beines nach hinten zu liegen kommt. Nach wenigen Minuten führt das Tier die erste oben genannte Schwimmbewegung aus, der bald mehrere solcher Bewegungen folgen und zwar in immer kürzern Intervallen. Schließlich läßt sich das Tier durch den Auftrieb nach oben steigen, um neue Luft aufzunehmen. Diese Beobachtung legt die Vermutung nahe, daß die beschriebenen Bewegungen mit der Atmung zusammenhängen. Es liegen nun zwei Möglichkeiten vor: entweder führt das Tier die Bewegungen aus, um die Luft, die ja auch die Coxa 3 mit überzieht, in Bewegung zu bringen (zu verteilen), oder aber es findet zwischen der Luftschicht, die das Abdomen überzieht, und dem Sauerstoff des herbeigetriebenen Wassers ein Gasaustausch statt, der eine Atmung unter Wasser ermöglicht, resp. beides. Die eine Annahme (Verteilung) fällt sofort wegen des viel zu späten Einsetzens dieser Bewegungen. Für einen Gasaustausch unter Wasser spricht der Umstand, daß *Corixa* freiwillig sehr lange Zeit (bis 1½ Stunden) unter Wasser bleibt. Um zu beweisen, daß ein Gasaustausch unter Wasser stattfindet, experimentierte ich folgendermaßen. Ich brachte einige Tiere in ein durch ein Drahtnetz abgesperrtes Gefäß, das ich in ein größeres, mit Wasser gefülltes Aquarium setzte, so daß also die Tiere die Oberfläche nicht erreichen konnten. Es zeigte sich nun, daß die Tiere in mit atmosphärischer Luft durchlüftetem Wasser

25 Std., in sauerstoffarmem (mit CO_2 durchlüftetem Wasser) nur $21\frac{1}{2}$ Std. am Leben blieben. Wenn ich nun noch erwähne, daß es Tiere in gewöhnlichem Wasser 4—5 Std. aushielten, ohne an die Oberfläche zu gelangen, so scheint die Annahme unabweisbar zu sein, daß ein Gasaustausch stattfindet, der eine Atmung unter Wasser ermöglicht.

Der Vollständigkeit wegen will ich noch eine Beobachtung mit Zeitangabe anführen. Eine männliche *Corixa* wurde am 18./10. beobachtet. Nachdem sie Luft geholt hatte, setzte sie sich am Grunde fest. Sofort fuhr sie mit den Beinen vom Kopf her über den Rücken hin in unermüdlichem Eifer. Nach 43 Min. führte das Tier die erste der der Atmung dienenden Schwimmbewegungen aus. Es folgten weitere „Atembewegungen“ nach 44, 47, 48, $48\frac{1}{2}$, 53, $53\frac{1}{2}$, 56, 57, 58, $58\frac{1}{2}$, 59, $59\frac{1}{2}$, 60, $60\frac{1}{4}$, $60\frac{1}{2}$, $61\frac{1}{4}$, 64, $64\frac{1}{2}$, $65\frac{1}{4}$, $65\frac{1}{2}$, $65\frac{3}{4}$, 66, $66\frac{1}{2}$, 67, 68, $68\frac{1}{2}$, 69, $69\frac{1}{2}$, $69\frac{3}{4}$, 70, $70\frac{1}{4}$, $70\frac{1}{2}$, $70\frac{3}{4}$, $70\frac{4}{5}$, $71\frac{1}{2}$, 72 Min. Jetzt ließ sich das Tier aufsteigen, um neue Luft zu holen. Aus diesem Beispiel ersieht man einmal, daß das Tier recht lange bei normalen Verhältnissen unter Wasser bleibt, andererseits das Kleinerwerden der Intervalle zwischen den einzelnen Atembewegungen.

d) Etwas über den Bau der Stigmen.

Der Typus der Stigmen aller Wasserwanzen scheint der von Dogs (p. 19) für die abdominalen Stigmen von *Nepa* beschriebene zu sein. Über einem Chitinring erhebt sich eine von Leisten gestützte trichterförmige Membran (M'), die oben eine kreisrunde Öffnung (O) freiläßt. Ich gebe Taf. 24, Fig. 14a eine Dogs (fig. 7a) entnommene schematische Abbildung derselben. Meist wohl liegen diese Stigmen noch in einer zylindrischen Einsenkung des Integuments. Auffällig ist das Fehlen eines typischen Verschlußapparats und eines Reusenapparats, Bildungen, die wir von den Stigmen anderer Insecten her kennen. Ich bin daher nicht imstande anzugeben, mit welchen Teilen z. B. eines typischen Coleopterenstigmas die eines Wanzenstigmas zu identifizieren sind.

Lassen sich nun die Stigmen von *Corixa* auf den genannten Typus zurückführen? Die abdominalen Stigmen von *Corixa* zeigen eine so auffallende Übereinstimmung mit obiger Beschreibung, daß wir uns ein Eingehen auf dieselben ersparen können. Der einzige, jedoch unbedeutende Unterschied ist vielleicht der, daß die larvalen Abdominalstigmen bei *Corixa* in einer tiefern Einsenkung des Integu-

ments liegen. Gewöhnlich schnürt sich das Integument an der Eingangsstelle wieder ringförmig zusammen. Am Stigma 3 fällt uns bei der Larve nur die fast kugelförmige integumentale Einsenkung, bei der Imago das Fehlen jeglicher Einsenkung sowie des Chitininges und die außerordentliche Vergrößerung der mehr zylindrischen als trichterförmigen Membran auf.

Besonders aber interessiert uns der Bau von Stigma 2, da dasselbe bei der Imago unter dem Einfluß des benachbarten Sinnesorgans Veränderungen erfährt. Denken wir uns in Fig. 14a die eine Wand der Membran verlängert und in fast der Körperwand parallele Lage gebracht, die andere Wand aber verkürzt, so gelangen wir zu Fig. 10b, die also einen schematischen Schnitt durch Stigma 3 wiedergeben würde. Werfen wir einen Blick auf das Totalbild von Stigma 2, wie es Taf. 25, Fig. 17 wiedergibt, so fällt uns zunächst die mit Chitinbäumchen (*Ch*) gestützte, etwa dreieckige Membran (*M*¹) auf. Die Chitinbäumchen verlaufen nach der Spitze des Dreiecks zu und nehmen an Dimension distalwärts ab. Unterwegs verzweigen sie sich reich. Wahrscheinlich sind sie als Falten der Membran anzusehen, deren Ränder sich dicht aneinander gelegt haben. Beim Schneiden reißen sie gern von der Membran los. An der Spitze des Dreiecks treffen wir die Stigmenöffnung an, die allerdings auf dem Totalbild nicht sichtbar ist. Betrachten wir aber Fig. 18, die einen Schnitt durch das Stigma wiedergibt, so bemerken wir den gewundenen Ausführungsgang und seine Öffnung (*O*) nach außen. Er ist umgeben von einem Chitinring (*Ri*), der oft gefaltet ist und in dessen Innern sich Hypodermiszellen befinden. Wie kommt dieser Ring zwischen Membran und Stigmenöffnung zustande? Zur Erklärung dieser Tatsache müssen wir annehmen, daß unsere einheitlich erscheinende Membran sich aus zwei eng aneinander liegenden Membranen aufbaut. Die Matrixzellen sind zwischen beiden Membranen verödet und lassen dieselben als einheitlich erscheinen. Nur im Ring (*Ri*) entfernen sich beide Membranen voneinander, und die Hypodermiszellen sind deutlich sichtbar (vgl. Fig. 14c). Die Wandungen des Ringes legen sich störmig aneinander und lassen nur einen schmalen, länglichen Gang zwischen sich frei. Ob das Stigma unter diesen Verhältnissen noch funktionsfähig ist, kann ich nicht angeben (weiteres über die Funktion des Stigmas S. 408).

Das entsprechende Stigma 2 der Larve hat noch annähernd die typische Form. Das besonders große Stigma 1 zeigt ebenfalls wie

die typische Form die Öffnung in der Mitte. Die ebenfalls mit starken Chitinbäumchen gestützte Membran liegt in der Ebene des Integuments. Die Chitinbäumchen stützen nicht die ganze Membran, sondern lassen einen Gang zu der Öffnung frei.

II. Teil.

Über ein neues stifteführendes Sinnesorgan.

Schon mehrfach wurde bei Erwähnung von Stigma 2 der Imago von einem Gebilde gesprochen, das sich dorsalwärts von ihm und in engstem Zusammenhange mit ihm entwickelt hat. Nicht nur auf Grund der äußern Morphologie, sondern auch auf Grund seines feinern histologischen Baues möchte ich es als Sinnesorgan ansprechen.

Technik.

In der Hauptsache habe ich die Untersuchungen über das Sinnesorgan an Totalpräparaten vorgenommen. Zu diesem Zweck wurde das Organ mit den umgebenden Partien vorsichtig herauspräpariert und total mit Eisenhämatoxylin (HEIDENHAIN) gefärbt. Als bestes Fixierungsmittel für Totalpräparate erwies sich Alkohol 96°. Nach beendeter Behandlung wurde das Organ mit der Nadel unter der Lupe vollständig herauspräpariert und in Canadabalsam eingeschlossen. Ein derartiges Herauspräparieren erwies sich als notwendig, da sonst die unter dem dunklen Chitin der Umgebung liegenden Teile des Nerven nicht zugänglich waren. Ein vorheriges Herauspräparieren des Sinnesorgans mit nachheriger Färbung war äußerst mühselig und nicht befriedigend. Totalfärbungen mit Boraxkarmin und Hämatoxylin (DELAFIELD) ergaben zum Teil sehr schöne Färbungen der Hypodermiszellen, waren aber zum Auffinden der Nerven wenig geeignet, vielleicht gerade durch diese starke Färbung der Hypodermis. Die beste Nervenfärbung ergab Eisenhämatoxylin. Bei günstiger Differenzierung, wobei die Hypodermiszellen stark entfärbt sein mußten, konnte ich den Verlauf der Nerven bis an ihre Ansatzstelle verfolgen.

Für die Schnittmethode erwies sich Fixierung nach FLEMMING und Färbung mit Eisenhämatoxylin (HEIDENHAIN) als sehr geeignet. Als günstigste Einwirkungszeit des Fixierungsmittels möchte ich 4—5 Std. angeben. Selbstverständlich muß das Organ auch für die Schnittmethode mit den umgebenden Partien vorsichtig heraus-

präpariert und fixiert werden. Mit Alkoholmaterial hatte ich beim Schneiden wenig Glück. Dasselbe erwies sich als überaus spröde und bereitete beim Schneiden große Schwierigkeiten. Überhaupt gelangen zusammenhängende Schnittserien durch das Organ nur selten. Da es einer sehr zarten Membran aufliegt, die sich inmitten von hartem Chitin befindet, das beim Schneiden nur zu leicht splitterte, so wurde das zartwandige Organ mit fortgerissen und war nur schwer wieder zu finden. Während bei Alkoholmaterial Schnitte unter $10\ \mu$ überhaupt nicht mehr gelangen, konnte ich mit FLEMMING-Material solche von $5\ \mu$ herstellen. Frisch gehäutete Imagines boten zwar dem Schneiden keinerlei Schwierigkeiten, waren aber zur feinen Histologie unbrauchbar. Die Zellkerne erschienen nur als schwarze Punkte, die Zellgrenzen undeutlich infolge der starken Inanspruchnahme der Zellen durch die letzte Häutung.

Lage und Gestalt.

Heben wir den Deckflügel vorsichtig in die Höhe, so können wir vom Rücken her in den uns schon bekannten Hohlraum (*H*) blicken (vgl. Taf. 24, Fig. 12a), der ja sonst durch den darüberliegenden Deckflügel verdeckt und abgeschlossen ist. Wir sehen schon ohne weitere Präparation aus dem Hohlraum einen kolbenförmigen Körper ragen, der in analer Richtung nach der Luftrinne zeigt (*Ko*, Fig. 12a) und durch seine auffallende gelbrote Farbe sofort unsere Aufmerksamkeit auf sich lenkt. Heben wir nun mit der Nadel die den Hohlraum nach außen begrenzende Platte ab, so liegt das Sinnesorgan frei da, und wir können es bequem mit stärkerer Lupenvergrößerung betrachten. Am Grunde des Hohlraumes sehen wir das uns schon bekannte Stigma 2 (*Sti*₂) liegen, das sich durch die helle Farbe seiner Membran sofort vom umgebenden dunklern Chitin abhebt. Dorsalwärts von dieser dreieckigen Membran erblicken wir eine mehr ellipsoidische helle Fläche, die aber zum großen Teil, besonders in der analen Hälfte, von der erweiterten, ebenfalls rotgelb gefärbten Basis des oben genannten kolbenförmigen Körpers verdeckt wird. Zur weiteren Orientierung müssen wir das Organ herauspräparieren und unter dem Mikroskop betrachten (Taf. 25, Fig. 17). Die Hauptachse der von einem dunklern, wenig erhabenen Rahmen umgebenen elliptischen Fläche liegt nicht parallel zur Medianlinie des Tierkörpers, sondern in einem Winkel von etwa 30° zu derselben. Die Folge hiervon ist die schiefe Lage der ganzen Fläche. Die Hauptachse der Ellipse mißt etwa 0,34 mm, die Nebenachse 0,28 mm.

Auf die dunklere Umrahmung folgt zunächst in zentripetaler Richtung ein Ring von hellerm, strukturlosem Chitin, der sich seinerseits wieder in eine zarte, aus hellem Chitin bestehende „radiär gestreifte Membran“ (*M*) fortsetzt. Diese Membran hat scheinbar auch eine elliptische, etwas mehr einem Kreise ähnliche Gestalt, besitzt aber an ihrem analen Pol eine tiefe, elliptische Ausbuchtung, so daß sie hier in zwei Spitzen auszulaufen scheint, deren Enden ich in Fig. 17 mit *a* und *b* bezeichne. Die radiär gestreifte Membran verdankt ihr Aussehen Riefen, die in geschwungenen Linien radiär verlaufen. Sie sind wahrscheinlich Falten der Membran, deren Ränder sich eng aneinander gelegt haben. Zwischen den stärkern Riefen sieht man feinere verlaufen. Vielleicht haben sie weiter keinen Zweck, als der aus sehr zartem Chitin bestehenden Membran eine größere Elastizität zu verleihen, ganz ähnlich, wie wir es vom Wellblech kennen. Mit der Nadel können wir den auf der Membran sitzenden gleich zu beschreibenden Sinneskörper auf und ab bewegen.

Am Rande der elliptischen Ausbuchtung der radiär gestreiften Membran erhebt sich die Körperhaut hügelartig zu dem eigentlichen Sinneskörper, der sich aus einem umfangreichen basalen Teil und dem kolbenförmigen Körper zusammensetzt. Den sich direkt anschließenden Teil des Sinneskörpers nenne ich der Kürze wegen die „Basis“ (*B*). Wir sehen nun, wie sich die Basis von ihrer Ansatzstelle aus erweitert, besonders auf der ventralen Seite stark vorbuchtet, um dann schön gerundet in den kolbenförmigen Ausläufer überzufließen. Die Breite der Basis beträgt in der Richtung der Ebene *A—B* (Fig. 17) 0,22 mm. Fig. 18 zeigt uns einen Schnitt durch die Basis in der Richtung der Linie *A—B*. Die Grenze zwischen der radiär gestreiften Membran und der Basis, ebenso die Ausbuchtung der letztern ist deutlich sichtbar. Fig. 23 gibt uns einen Schnitt in der Ebene der Linie *C—D*. Auch hier ist die Grenze zwischen Membran und Basis deutlich. Der kolbenförmige Fortsatz oder kurz „Kolben“ (*Ko*) ist schräg angeschnitten. Der Kolben verläuft in fast paralleler Richtung zu der Stigma und elliptische Fläche trennenden Chitinspange. Sein vorderer Teil erweitert sich zur Basis, der distale verläuft anfangs in einem Winkel von 60° sich von der Körperwand entfernend, später fast parallel mit ihr. Sein Ende ist kolbenförmig erweitert, wie aus Fig. 17 ersichtlich ist. Während der Kolben etwa in der Mitte 0,03 mm mißt, beträgt seine Breite am erweiterten Ende 0,09 mm.

An dem Übergang des Kolbens zur Basis, mehr aber der letztern

genähert, sitzt ein „Höcker“ (*Hö*) auf, der besonders in der Profilansicht deutlich hervortritt (Fig. 22). Auf der dem Stiele zugewandten Seite fällt er etwas steiler als auf der opponierten Seite ab, wo ein etwas allmählicheres Übergehen zur Basis stattfindet. Seine Breite habe ich zu 0.02 mm gemessen. Bei richtiger Profilstellung erkennen wir nun, wie der in seinem obern Teil stark lichtbrechende Höcker gespalten ist, so daß einem soliden Grundstock 2 „Chitinkuppen“ (Taf. 24, Fig. 15 K_1 und K_2) aufzusitzen scheinen. Sehen wir uns den genannten Spalt bei verschiedener Einstellung an, so sehen wir, daß er von außen her nach dem Innern zu ziemlich steil abfällt. An seiner tiefsten Stelle zeigt der Spalt eine geringe kreisrunde Erweiterung und bietet uns das Bild, wie es Fig. 15 wiedergibt. Stellt man noch tiefer ein, so verschwindet der Spalt allmählich, die Kuppen sind nur noch durch eine geringe Vertiefung voneinander getrennt. Schließlich verschwinden auch die Kuppen, und der Rand des Höckers erscheint einfach. Nach Schnitten schien es mir, als wäre die eine Seite des Höckers durch einen deutlich abgesetzten Wall umgeben, doch konnte ich diese Beobachtung an Totalpräparaten nicht bestätigen. Die Kuppen sind nicht ganz von derselben Gestalt. Die in der Profilansicht dem Kolben näher gelegene Kuppe gleicht etwa einem oben abgerundeten Rechteck, die andere ist mehr von dreieckiger Gestalt, aber auch mit abgerundeter Spitze. Doch sind diese Unterschiede nur unbedeutend und treten nur bei gewisser Seitenansicht auf. Wir werden später sehen, welche wichtige Rolle diese Kuppen für unser Sinnesorgan spielen. Während also der nach außen, von der Körperwand entferntere Teil des Kolbens sich allmählich zur Basis erweitert, geht er auf der innern, dem Körper zugewandten Seite, viel unvermittelter in dieselbe über. Er biegt hierbei scharf um, und der zur Basis gewordene Teil läuft in zwei hervortretende Kanten aus, die einen konkav gebuchteten Teil der Basis begrenzen. Diese Kanten setzen sich bis *a* und *b* in Fig. 17 fort, wo sie die Endpunkte der radiär gestreiften Membran treffen. Zwischen *a* und *b*, die also in der Ebene der radiär gestreiften Membran liegen, erscheint die Basis schwach konvex gewölbt.

Von dem bisher beschriebenen Teil des Sinnesorgans hebt sich der folgende schon durch seine Farbe ab. Er besitzt nicht die für den vorigen Teil so auffällige und charakteristische rotgelbe Farbe, sondern hat das Aussehen von hellem, zartem Chitin. Will man sich eine ungefähre Vorstellung dieses Teiles des Sinnesorgans

machen, so stelle man sich eine Kochflasche der Länge nach halbiert vor und auf die Schnittfläche gelegt. Die Ränder sind stark eingebogen und gehen in die glatte Membran über, die ja den übrigen Teil des elliptischen Feldes einnimmt. (Man vgl. Fig. 20, die eine Innenansicht wiedergibt nach Entfernung der Membranen.) Am vordern Ende dieses eben beschriebenen Teiles des Sinnesorgans, den ich kurz als „flaschenförmigen Teil“ (*Fl*) bezeichne, biegt die Wandung sich besonders tief nach innen und geht dann in den früher beschriebenen Teil der Basis bei der *a* und *b* verbindenden Linie über (Fig. 17, 22 u. 23). Auf der hintern Seite setzt sich das flaschenförmige Gebilde in das umgebende dickere Chitin fort. Das benachbarte Chitin zeigt aber noch nicht die dunkle Färbung des übrigen. Es liegt erhaben über der Ebene der Membranen und steht im Zusammenhang mit dem gleich zu erwähnenden wulstförmigen Gebilde, das sich dorsalwärts vom Sinnesorgan befindet.

Es ist ein wulstförmiges, etwa rechteckiges Chitinstück, von tiefdunkler Farbe, das ich als „Wulst“ (*W*) bezeichnen werde. Er ist nicht nur auf Fig. 18, sondern auch auf dem Totalbild sichtbar (Fig. 17). Seine Kammrichtung steht senkrecht zur Richtung des Kolbens. Dorsalwärts fällt er steil ab, ebenso auf der ventralen Seite. Hier wölbt er sich sogar zum Teil über die elliptische Fläche. An den Seiten fällt er allmählicher in den das elliptische Feld umgebenden Chitinrahmen ab. Der dem Sinnesorgan zugewandte Teil des Wulstes ist mit feinen Härchen besetzt, die dieser Partie eine hellere Färbung verleihen gegenüber den übrigen tiefschwarzen Teilen. Bei näherer Betrachtung erweist sich die Oberfläche des Wulstes fein gerieft und zwar senkrecht zur Kammrichtung. Diese Riefen scheinen durch gesetzmäßige Anordnung der feinen Härchen entstanden zu sein. Oft erschien die Oberfläche in der Nähe des Sinnesorgans auf Schnitten mehr oder weniger gefaltet. Vielleicht ist dies aber auf Schrumpfungerscheinungen beim Konservieren zurückzuführen.

Wie verhält sich nun die Trachee zum Sinnesorgan?

Ebenso wie das Stigma erfährt die Trachee unter dem Einfluß des Sinnesorgans starke Modifikationen. In Fig. 18 fällt zunächst die starke Erweiterung auf, mit der die Trachee an Wulst, Sinnesorgan und Stigma herantritt. Fig. 19 gibt die Verhältnisse von innen gesehen wieder. Wulst, Sinnesorgan und Stigma sind als durch die Trachee scheinend gezeichnet. *Tr*₁ ist der Tracheenast,

der in medianer Richtung zum Stigma 3 verläuft, Tr_2 ist ein Tracheenast, der dicht am Präscutum des Metathorax hin, teilweise sogar mit der anliegenden Wand mit ihm verwachsen, nach einer im Rücken gelegenen Tracheenlunge (vgl. Dogs, p. 43) führt. Wir sehen aus der Fig. 19 deutlich, wie sich die genannten Tracheenäste an ihrer Vereinigungsstelle über Wulst, Sinnesorgan und Stigma ausbreiten. Während sich die dem Körper abgewandte Seite der Tracheenvereinigung in schöner Rundung über die oben genannten Gebilde wölbt, schmiegt sich seine äußere Seite der Körperwand, im besondern Wulst und elliptischen Fläche eng an und verläuft bis zum Stigma. Im Bereich der Stigmenmembran (M^1) findet die uns schon bekannte Verschmelzung statt. Die Anlehnung der äußern Wand der Tracheenerweiterung sowohl an glatte wie an radiär gestreifte Membran ist eine so innige, daß sie auf Totalpräparaten nicht von denselben gelöst werden kann. Auf Schnitten (nach Fixierung mit FLEMING, nicht immer mit Alkohol 96%) tritt diese Loslösung fast regelmäßig unbeabsichtigt ein. Während nun die innere Wandung der Tracheenerweiterung sich von typischer Tracheenwandung nur durch etwas dunklere Färbung abhebt, sonst aber deren Typus wahr, erscheint die Wulst und Sinnesorgan anliegende Wandung modifiziert. Sie entbehrt der typischen Spiralfäden, erscheint auf Totalbildern glatt, auf Schnitten nur unregelmäßig gezähnt und gebuchtet. Die Matrixzellen heben sich auch hier deutlich hervor, scheinen aber größer zu sein als die der übrigen Matrix.

Irgendein Zusammenhang des Sinneskörpers mit Muskulatur ist nicht vorhanden.

Histologie.

Es wurde schon an früherer Stelle betont, daß sich der Hauptteil des Sinnesorgans (Basis und Kolben) durch eine schöne rotgelbe Farbe auszeichnet. Ist nun diese Färbung auf pigmentiertes Chitin oder auf Plasmafärbung zurückzuführen? Die letztere Ansicht ist die zutreffende. Pressen wir nämlich das Organ unter dem Deckglas stark, so sehen wir den gefärbten Inhalt aus dem hellen umschließenden Chitin treten.

Welche histologischen Elemente bauen nun unser Organ auf? Wir sehen zunächst die Basis angefüllt mit einer Lage von langgestreckten und dicht aneinandergefügten Hypodermiszellen, die mit ihrer Längsachse auf der Wandung der Basis senkrecht stehen (vgl. Taf. 25, Fig. 18 u. 23). Sie stehen rings um die Basis herum und ver-

leihen derselben ein regelmäßiges, radiär gestreiftes Aussehen. Noch längere Hypodermiszellen mit länglichen, schmalen Zellkernen treffen wir in der Mitte des Kolbens, der hier am schmalsten ist, an. Sein verdicktes Ende ist ausgezeichnet durch wabenartig angeordnete, fünfeckige Hypodermiszellen mit runden, großen Zellkernen. Während wir also in den gefärbten Teilen des Sinnesorgans dicht gedrängten Lagen von Hypodermiszellen begegnen, weist der flaschenförmige Teil weniger dicht gedrängte Hypodermiszellen auf.

Zwischen den Hypodermiszellen der Basis fielen mir nicht nur auf Schnitten, sondern auch auf besonders guten (mit Eisen-Hämatoxylin gefärbten) Totalpräparaten hauptsächlich in der Nähe des Höckers stark dunkel gefärbte gewundene Linien auf. Sie verliefen scheinbar nach der Oberfläche und endeten hier. In der Nähe des Höckers waren diese Linien länger als im übrigen basalen Teil des Sinneskörpers. Ihr Außenende schien knopfartig verdickt und von einem hellern Hof umgeben zu sein. Fig. 15 zeigt diese Gebilde. Vielleicht sind sie Ausführungsgänge von Hypodermiszellen, die an der Basis gelegen sind und durch ihre außergewöhnliche Größe auffallen. Sicher stehen diese gewundenen Linien in keinem Zusammenhang mit den gleich zu erwähnenden Nerven.

Blicken wir bei starker Abblendung auf den Höcker, so erscheint uns derselbe stark lichtbrechend. In seinem distalen Teil, der die erwähnte Eigenschaft besonders auffällig zeigt, vermissen wir Hypodermiszellen. Wir werden gleich erfahren, womit dies in Zusammenhang steht.

Betrachten wir den ungefärbten (flaschenförmigen) Teil genau, so fallen uns 2 Stränge (*Gf*) auf, die parallel miteinander und fast gleichstark am Grunde des flaschenförmigen Teils verlaufen. Ihre Breite beträgt 0,006 mm. In Fig. 17 habe ich die beiden Stränge eingezeichnet. Verfolgen wir dieselben distalwärts, so sehen wir sie bis zum Eintritt in die Basis parallel der Seitenwand des Körpers verlaufen, dann in einem rechten Winkel umbiegen und in den Höcker eintreten (Fig. 22). Nach einer bauchförmigen Verdickung endet der eine Strang in der einen der aufsitzenden Kuppen. Der andere Strang löst sich mehr pinselförmig auf und findet in der andern Kuppe zum größten Teil sein Ende. Man gewinnt den Eindruck, als gingen die genannten Stränge in der Cuticula der Kuppen auf (starke Lichtbrechung) (vgl. Taf. 24, Fig. 16).

Was bedeuten nun diese Stränge? Verfolgen wir sie proximalwärts weiter, so sehen wir da, wo sie unter das dunkle Chitin treten,

eine starke Anschwellung derselben und darüber hinaus ein Wiederverjüngen (Fig. 17). Wir haben es hier mit einer ganglionären Anschwellung (*G*) eines Nerven (*N*) zu tun und darüber hinaus mit den Fortsätzen des Ganglion in gleichmäßig dicke Stränge (*Gf*), die bis zum Integument verlaufen. In diesen Strängen liegt nun je ein stiftförmiger Körper (*St*) eingelagert und zwar nahe dem Ganglion. Wir erkennen also in unsern Ganglienfortsätzen scolopophere Nervenenden (GRABER) wieder. Wegen der genauen Beschreibung derselben vergleiche S. 407. Irgendwelche Abzweigungen von den Ganglienfortsätzen nach dem Kolben sind nicht vorhanden.

Wenden wir uns zunächst dem Bau der eingelagerten Stifte zu. Vorher wollen wir nachholen, was wir allgemein über den Bau derselben in der Literatur vorfinden.

Literatur über den Bau der Stifte.

Die Literatur über den Bau der Stifte ist von SCHWABE (p. 65) so ausführlich behandelt worden, daß ich es hier bei den notwendigsten Angaben bewenden lassen kann. Da die Angaben vor GRABER unbedeutend und zum Teil nicht richtig sind, beginne ich daher gleich mit den Befunden GRABER'S, dem wir die wichtigsten Mitteilungen verdanken, wenn er auch von spätern Forschern, wie BOLLES-LEE, ADELUNG und SCHWABE, verbessert wurde. GRABER definiert die Stiften folgendermaßen: „Im großen und ganzen ist ihre Gestalt überall ein und dieselbe, d. h. die betreffenden Körperchen sind stiftartige, am freien Außenende kopfartig verdickte Anschwellungen des aus der Ganglienzelle entspringenden Achsenfadens.“ Diese letztere Behauptung wurde schon von BOLLES-LEE widerlegt, der speziell für Dipterenlarven nachwies, daß die stiftförmigen Körperchen nicht als terminale Anschwellungen des nervösen Achsenfadens, sondern als kapselartige Umhüllungsapparate anzusehen sind. Den Achsenfaden sah er in den Stift eintreten. Gelten diese Ergebnisse zunächst nur für die Dipterenlarven, so scheinen wir sie doch, wie auch SCHWABE (p. 65) schon bemerkt, auf alle sonstigen Vorkommnisse ausdehnen zu dürfen. Wenigstens können wir so viel sagen, daß die Stifte nicht Anschwellungen des Achsenfadens sind. Einen weitem Schritt vorwärts brachte uns ADELUNG, der an den Cristastiften von *Locusta* zuerst leistenartige Wandverdickung nachwies. Die neueste Bearbeitung der Verhältnisse verdanken wir SCHWABE, der speziell die Stifte der Tympanalorgane der Orthopteren eingehendem Studium unterwarf. SCHWABE hebt

zunächst (p. 65) hervor, daß GRABER im Gegensatz zu seinen (SCHWABE's) Befunden sagt, die Stifte seien nach der proximalen Seite zugespitzt, während ihr Außenende eine einem Nagelkopf vergleichbare Verdickung trägt. GRABER nennt also den peripheren Teil „Kopf“, die angebliche proximale Zuspitzung „Spitze“ des Stiftes; in Wirklichkeit sehen aber die Stifte, auch die von *Corixa*, umgekehrt aus. Ich werde also auch wie SCHWABE den distalen Teil als Stiftspitze, den proximalen als Stiftbasis bezeichnen. SCHWABE unterscheidet nun an den von ihm untersuchten Stiften, die er als hohle, drehrunde, hülsenartige Gebilde definiert, deren Inhalt aus einer hellen plasmatischen Flüssigkeit besteht, zwei Verdickungszonen, eine mittlere (*m. R. Z*) und eine basale oder untere (*u. R. Z*). Zur bessern Orientierung gebe ich Taf. 25, Fig. 24 einen SCHWABE entnommenen optischen Längsschnitt durch einen Acridierstift wieder mit den Bezeichnungen SCHWABE's, die ich auch, soweit wie möglich, anwenden werde. Die genannten Verdickungszonen sind nach SCHWABE nicht geschlossene Ringe, sondern Verdickungen der Leisten oder Rippen, die als Längsstreifen nebeneinander in gerader Richtung von der Stiftspitze bis zur Basis, wie die „Spangen eines geschlossenen Regenschirms“ verlaufen und in der Zahl 10 auftreten. Diese Rippen werden an den genannten Verdickungszonen breiter und täuschen so eine Ringbildung vor. Im Stiftknöpfchen (*EK*) sieht SCHWABE das eigentliche Ende des Nerven, im Stift nur einen kapselartigen Umhüllungsapparat desselben.

Die Stifte von *Corixa*.

Wie schon weiter oben erwähnt wurde, liegen die Stifte je in einer Fortsetzung des Ganglion eingebettet und zwar beide annähernd an derselben Stelle, nämlich wenig distal vom Ganglion. Sie fallen durch ihre starke Lichtbrechung sofort auf und sind durch das zarte, über ihnen liegende Chitin hindurch ganz gut zu beobachten. Präparieren wir das Sinnesorgan (Sinneskörper) von den Membranen los, so reißt es gewöhnlich an der Stelle ab, wo die Stifte gelegen sind, ein Umstand, der die Untersuchung wesentlich erschwert. Da beide Stifte von derselben Gestalt sind, so kann ich sie gemeinsam behandeln. Die Gestalt der Stifte erinnert an eine schlanke Birne, die oben spitz zuläuft und unten dem Stiele aufsitzt (Taf. 25, Fig. 25). Ihre Länge habe ich zu 0,013 mm, ihre größte Breite zu 0,003 mm gemessen. Distalwärts spitzen sich also die Stifte scharf zu und laufen in einen dunklen Faden aus, der an manchen Präparaten bis

in den Höcker zu verfolgen war. Seine Substanz stimmt mit Rücksicht auf Färbbarkeit und Lichtbrechung mit der des Stiftes überein. Er ist also tatsächlich weiter nichts als die verlängerte Stiftwandung. Die Dicke des Fadens bleibt, soweit ich nachkommen konnte, dieselbe. Der Faden selbst erscheint immer straff gespannt und läuft annähernd in der Mitte der Ganglienfortsetzung. Wahrscheinlich setzt er am Integument an, doch habe ich dies nicht mit Sicherheit nachweisen können.

Ehe wir den proximalen Verlauf feststellen, wollen wir uns die Wandung des Stiftes etwas näher ansehen. Stellen wir auf den optischen Längsschnitt des Stiftes ein, so haben wir das Bild, wie es Fig. 25 zeigt. Am charakteristischsten für die *Corixa*-Stifte sind die starken Vorsprünge der Wandung in der Mitte des Stiftes, wo gleichzeitig der Stift am breitesten ist. Diese Vorsprünge sind vom proximalen und distalen Ende des Stiftes gleichweit entfernt. Vergleichen wir unsern optischen Längsschnitt mit dem von SCHWABE für die Acridierstifte gegebenen, so fällt die weitgehende Übereinstimmung auf. Wie dort, so besitzen auch die *Corixa*-Stifte zunächst eine mittlere Ringzone (*m. R. Z.*), die allerdings viel dicker zu sein scheint als die der Acridierstifte. Ein anderer Unterschied scheint noch darin zu bestehen, daß bei *Corixa* diese mittlere Ringzone als solider Ring erscheint, während nach SCHWABE dies bei den Acridierstiften nur scheinbar der Fall ist, sie in Wirklichkeit aber aus verbreiterten Leisten besteht, die sich so stark nähern, daß sie eine Ringbildung vortäuschen. Ich muß gestehen, daß mir geeignete Querschnitte durch diese Partie nicht gelangen, so daß ich über die wahre Natur nicht ganz ins klare kommen konnte. Soll ich aber nach den Totalpräparaten urteilen, so erscheint mir der Ring solid. Im Querschnitt würden wir dann ein ähnliches Bild erhalten wie in Fig. 27, das ich als idealen Querschnitt durch diese Partie des Stiftes geben möchte.

Vergleichen wir die beiden Figg. 24 u. 25 weiter, so bemerken wir an den *Corixa*-Stiften auch an der Basis leistenartige Vorsprünge der Wandung. Wir können also auch von einer basalen Ringzone (*u. R. Z.*) sprechen. Hier habe ich mich nun allerdings überzeugt, daß diese Ringzone auch bei den *Corixa*-Stiften keine zusammenhängende ist, sondern durch leistenartige, verbreiterte Vorsprünge der Stiftwandung entsteht. Ein Querschnitt gelang mir auch hier nicht, und so war ich auf Schrägschnitte angewiesen, wie sie Fig. 26a, b, c wiedergeben. Die Zahl der Vorsprünge konnte ich

fiel mir im Ganglion eine große unipolare Ganglienzelle auf, deren gewundener Fortsatz nach dem zentralen Nervenstrang verlief (Fig. 21 uGZ). An einigen großen runden Zellkernen von unipolaren Ganglienzellen konnte ich eine Erscheinung konstatieren, die schon frühern Forschern an den Ganglienzellen Wirbelloser aufgefallen ist, nämlich die Erscheinung der Kernfortsätze. Sie sind nach SCHULTZE (p. 73) von WAGENER an den Ganglienzellen von *Hirudo*, *Limax ater* und *Lymnaeus stagnalis*, von ARNOLD und LIEBERKÜHN bei Wirbeltieren, von SOLBRECHT und SCHULTZE bei Gasteropoden beschrieben worden. Die Fortsätze des Kernes in den Ganglienzellen bei *Corixa* zeigen dieselbe granulirte Beschaffenheit wie die Kerne selbst und sind sowohl auf Totalpräparaten als besonders auf Schnitten stets zu beobachten gewesen. Der Kern selbst war stets von einem hellen Plasmahof umgeben. Die Fibrillen sah ich deutlich in das Ganglion eintreten und in die peripheren Fortsätze desselben verlaufen. Diese Fortsätze erscheinen bei frischen Tieren dunkel pigmentiert und zeigen deutliche Längsstreifen bis an ihre Ansatzstelle am Integument. Zur genauern Feststellung des Fibrillenverlaufs gehören aber Methoden, wie sie mir nicht zur Verfügung standen. Ich muß es deshalb bei diesen Angaben bewenden lassen.

Zusammenhang der Stifte mit der Körperoberfläche.

Ehe wir auf die Frage des Zusammenhanges der Stifte mit der Körperoberfläche eingehen, müssen wir kurz rekapitulieren, welche Verhältnisse wir hier aus der Literatur kennen, wie weit für *Corixa* die Übereinstimmung mit schon beschriebenen Vorkommnissen geht und wo sich Unterschiede ergeben. (Wegen einer genauen geschichtlichen Darstellung verweise ich auf SCHWABE, p. 49.)

Der Entdecker der scolopopheren oder stifteführenden Nervenenden, wie sie später von GRABER genannt worden, ist bekanntlich v. SIEBOLD gewesen, der sie im Jahre 1844 in dem Tympanalorgan der Orthopteren fand. Späterhin wies LEYDIG nach, daß den tympanalen ganz ähnliche Terminalgebilde auch bei andern Insecten, wie Dipteren und Coleopteren, vorkommen ohne Verbindung mit tympanalen Einrichtungen. Die wichtigste Förderung verdanken wir aber auf diesem Gebiete GRABER. Er prägte zuerst den Namen Scolopophor, worunter er die einzelnen schlauchartigen Terminalbildungen des Nerven versteht, die in ihrem Innern die gewissen stiftartigen Körperchen beherbergen. GRABER weist nun nach, daß

das Vorkommen derartiger scolopophoren Nervenenden immer an eine saitenartige Aufhängung gebunden ist, eine Tatsache, die GRABER für so wichtig hält, daß er alle derartigen Organe, tympanale und atympanale, als Chordotonalorgane bezeichnet. Diese zerfallen nun nach GRABER zunächst in solche, bei denen die Scolopophoren mit dem Integument in Verbindung stehen, und solche, bei denen diese Verbindung fehlt. Für uns kommen hier nur die erstern in Betracht. Diese integumentalen Chordotonalorgane bieten wieder mit Rücksicht auf ihre Fixierung zwei voneinander zu unterscheidende Arten. Bei der einen Art liegen die Nervenenden in gerader Verlängerung des meist radiär verlaufenden Nerven. Bei der andern Art biegt das Endorgan derart unter einem rechten Winkel von der radiären Verlaufsrichtung des zugehörigen Nerven um, daß es parallel zur Hautfläche liegt und das freiliegende proximale Ende in entgegengesetzter Richtung mit dem Integument durch das Chordotonal-Ligament verbunden ist. Scharf scheint dieser Unterschied insofern nicht zu sein, als auch im erstern Fall die Lagerungsverhältnisse meist derart sind, daß der scolopophore Endstrang mehr oder weniger parallel dem Integument verläuft. Für unser Organ wird z. B. letztere Bemerkung von Wichtigkeit sein, da wir hier ein integumentales Chordotonalorgan vor uns haben ohne ligamentöse Aufhängung und in dem doch die Endorgane zum Teil dem Integument parallel verlaufen.

Jeder Scolopophor besteht nach GRABER aus einer ganglienzellenartigen Anschwellung des Nerven und einem daraus hervorgehenden den Stift tragenden Schlauch, der sich weiterhin mit der Endfaser am Integument ansetzt. Es gelang GRABER auch, wenigstens bei den Scolopophoren der Tympanalorgane einen Zerfall in 3 Zellen zu konstatieren. Es ist das Verdienst SCHWABE's, diese Zellen isoliert zu haben. Er bezeichnet die proximale uns schon bekannte Zelle als Sinneszelle, die mittlere als Hüllzelle, die distale als Kappenzelle.

Betrachten wir nun die Verhältnisse bei *Corixa*, so sehen wir, daß hier nicht von einem „Endschlauch“ gesprochen werden kann. Die distalen Fortsätze des Ganglion zeigen deutlich eingelagerte Fibrillen und müssen als Nerven bezeichnet werden. Wir hätten hier also den sonderbaren Fall, daß Stifte, und zwar nur je einer, einem Nerven eingelagert sind, der als Aufhängeapparat dient. Von einer Kappenzelle und Umhüllungszelle kann unter diesen Verhältnissen nicht gesprochen werden. Ich fand distal im Nerven

etwa an dem Grunde des Höckers mehrere langgestreckte, spindelförmige Zellkerne vor, für die ich keine andere Erklärung weiß, als daß sie in die Tiefe gerückten und modifizierten Hypodermiszellen angehören. Vielleicht stellen sie die Verbindung der Ganglienfortsätze mit der Cuticula her.

Ich erinnere hier auch ausdrücklich noch einmal daran, daß nach meiner Auffassung der verlängerte Stift sich bis zum Integument fortsetzt, während bei den Orthopterenstiften die Verbindung durch die Kappenzelle hergestellt wird.

Ein weiterer Unterschied der Chordotonalorgane unter sich ist nun nach GRABER der, daß das Organ das eine Mal ein rein „innerliches“ ist und am Integument und den benachbarten Teilen keine Veränderung wahrzunehmen ist, in andern Fällen an seinem Aufbau auch das Integument und gelegentlich sogar Tracheen und Muskeln (tympanal Chordotonalorgane) beteiligt sind.

Unser Organ würden wir unzweifelhaft zu letzterer Klasse zu rechnen haben. Auch hier nimmt in hohem Maße an seinem Aufbau das Integument Anteil, und die Trachee erweist sich als stark modifiziert.

Suchen wir unter den uns bekannten Sinnesorganen der Insecten nach einem ähnlichen Organ, so stoßen wir wohl, wie selbstverständlich, auf die Tympanalorgane der Orthopteren, speziell der Acridier. Wie beim Tympanalorgan der Acridier haben wir hier das Trommelfell, dort glatte und radiär gestreifte Membran, hier die Trommelfellkörper, dort den Sinneskörper der Membran aufsitzend, hier die Tympanalblase, dort die Tracheenerweiterung, die sich beide den Membranen eng anfügen.

Als wesentliche Unterschiede wären vielleicht zu nennen, daß sich die Tracheenerweiterung bei *Corixa* direkt an das Stigma ansetzt, während beim Tympanalorgan der Acridier die Tympanalblase mit einem feinen Verbindungsgang mit der vom Tympanalstigma ausgehenden Trachee kommuniziert. Das Tympanalstigma der Acridier kann geöffnet und geschlossen werden. Außerdem treffen wir vor dem Zugang zur Tracheenblase eine Art Klappe an, die nach SCHWABE eine konstante Füllung der letztern reguliert. Ob auch bei *Corixa* ein konstanter Druck hergestellt wird, kann ich nicht angeben, da wir über die Wirkungsweise der Stigmenöffnung zu wenig wissen. Seine Funktion ist höchst problematisch, doch glaube ich sicher an irgendeine Beziehung zum Tympanalorgan.

Ein weiterer Unterschied von den Tympanalorganen ist die ge-

ringe Zahl der Stifte. Während bei allen bisher bekannten Tympanalorganen die Zahl der Stifte eine sehr große ist, treffen wir hier nur 2 Stifte an.

Trotz dieser Unterschiede war ich doch keinen Augenblick darüber im Zweifel, unser Sinnesorgan als ein Tympanalorgan anzusehen. Höchst überraschend bleibt doch die weitgehende Ähnlichkeit mit dem Tympanalorgan der Acridier, da das Medium ein ganz anderes ist und da auch sonst *Corixa* unter ganz andern Verhältnissen lebt. Die Tympanalorgane bieten uns somit ein schönes Beispiel von Konvergenz.

Wundern muß ich mich, daß GRABER, der seine meisten Experimente über das Hören der Insecten, wie wir bald sehen werden, mit *Corixa* vorgenommen hat, dieses auffällige Sinnesorgan übersehen konnte. Auch verstehe ich nicht, warum er immer nur die allerartesten Larvenstadien (auch von *Corixa*) untersuchte und die Imagines ganz außer acht ließ.

Ebenso unverständlich ist es mir, wie GARNER, der das Organ gesehen hat, es mit der Tonproduktion in Zusammenhang bringt und weiter nichts über dasselbe schreibt als folgende Worte, die ich zugleich als einzige Erwähnung des Sinnesorgans in der Literatur anführen möchte [nach HANDLIRSCH (3), p. 460]: „There is also a little sac, which is probably accessory to the sound, situated at the base of the under-wings, on each side, containing a little club-like body of a shape similar to the poisers of a fly or tipula.“

HANDLIRSCH greift zwar letztere Worte an, hat sich aber nicht von der Anwesenheit dieses „club-like body“ überzeugt.

Funktion.

Mit der Bezeichnung Tympanalorgan ist eigentlich schon die Antwort auf die Frage gegeben, welche Funktion wir unserm Sinnesorgan beizulegen haben. Nicht nur das Vorhandensein des Tympanums und anderer Einrichtungen, sondern auch das gleichzeitige Vorkommen der Tympanalorgane und der tonerzeugenden Instrumente läßt wohl keinen andern Schluß zu, als daß die tympanalen Sinnesorgane zur Perception der von den tonerzeugenden Instrumenten ausgehenden Schallreize dienen. Es spricht auch die Tatsache dafür, daß wir diese Organe nur bei den Imagines (auch bei *Corixa*) antreffen.

Kennen wir nun bei *Corixa* auch tonproduzierende Instrumente?

Bei *Corixa* sind ungefähr ein halbes Dutzend von Musikinstrumenten beschrieben worden. Wenn auch hierbei nach HANDLIRSCH (3), p. 560 einige Gelehrte ihrer Phantasie zu weiten Spielraum gelassen haben, so ist doch die Tatsache unabweisbar, daß *Corixa* Töne erzeugt, und zwar nur die männlichen Individuen. Das diesem Zweck dienende und vermutlich auch einzige Musikorgan ist die mit Zähnchen besetzte „Pala“, mit der das Tier über die quergeriefte Oberfläche des Saugrüssels fährt. (Diese Angaben beziehen sich nur auf *Macrocorixa geoffroyi*; bei den übrigen Arten liegen die Verhältnisse zum Teil anders). Ich selbst habe in meinem Aquarium, häufig zur Zeit der Begattung, seltner außerhalb derselben, als es im Zimmer zu dunkeln anfangt, das Geräusch gehört. Es ist ein hoher Ton, der dem Streichen eines Messers auf einem Topfrand nicht unähnlich klingt. Er erfolgt nicht kontinuierlich, sondern in regelmäßigen Intervallen 4—5mal hintereinander. Einen andern Ton als den beschriebenen vermochte ich nicht wahrzunehmen. Da es mir nicht gelang, das Tier beim Musizieren zu beobachten, so kann ich nicht behaupten, daß es auf oben beschriebene Weise erfolgte. (Auf die Deutung des Striegels, mit dem nach HANDLIRSCH noch eine andere Art Töne erzeugt werden kann, komme ich an anderer Stelle zurück.) Da nun nur die Männchen Töne produzieren und zwar besonders zur Zeit der Begattung, so ist es mehr als wahrscheinlich, daß es sich hier um Locktöne zur Näherung der Geschlechter handelt. HANDLIRSCH (2) schreibt p. 141: „Wir haben also hier ein resp. sogar zwei rein sexuelle Stridulationsorgane, die in ihrer biologischen Bedeutung jedenfalls mit den Tonapparaten der Grillen, Heuschrecken und Cicaden vollkommen übereinstimmen.“ Produziert aber ein Tier unter ähnlichen Umständen Töne, so muß es logischerweise im Besitz eines Gehörorgans sein und zwar eines schon hoch differenzierten. Muß doch das Tier imstande sein, aus der Summe der auf dasselbe einwirkenden Töne das Geräusch seiner Artgenossen zu erkennen! So erklärt sich das alleinige Vorhandensein dieser hochentwickelten Gehörorgane bei denjenigen Insecten, die imstande sind, Töne zur Anlockung der Weibchen zu produzieren.

Unsere Behauptung wäre nun noch durch das Experiment zu stützen. Hier tut sich uns ein Arbeitsfeld auf für schöne und interessante Versuche. Leider aber fielen meine Untersuchungen nicht in die Zeit der Geschlechtsreife der Corixen, und so mußte ich auf diese Versuche verzichten. *Corixa* ist hierzu vielleicht geeignet wie kein zweites Objekt. Die Lebhaftigkeit dieser Tiere gestattet

uns die leichteste Erregung an ihnen wahrzunehmen, eine Tatsache, die ja auch GRABER zu seinen Versuchen mit *Corixa* bestimmt hat, auf die ich gleich zu sprechen komme. Werden sich die Geschlechter auch ohne Gehörorgan finden? Erfolgt eine Reaktion der Weibchen auf das Geräusch? Wie verhalten sich die einzelnen Arten gegenüber den Geräuschen anderer Arten? Alles das sind Fragen, die ich gern beantwortet hätte, an deren Lösung mich aber die Jahreszeit hinderte.

Welche Experimente hat nun GRABER mit *Corixa* vorgenommen, und zu welchen Resultaten gelangte er? Am Anfange des physiologischen Teiles seiner Monographie über die chordotonalen Sinnesorgane der Insecten stellt sich GRABER die Frage, ob denn die Insecten überhaupt das Vermögen des Schallempfindens haben und ob dieses Schallempfinden auch ein ganz spezifisches, wahres Hören ist. Ich kann auf diese interessanten Versuche, die GRABER aus oben erwähnten Gründen in der Hauptsache an *Corixa* vorgenommen hat, im einzelnen nicht eingehen und bringe hier nur das Schlußresultat GRABER'S. Nach diesem muß *Corixa* unzweifelhaft Tonempfindung besitzen.

Auch ich stellte ähnliche Versuche an wie GRABER. Ich strich eine Violine dicht über dem Wasser an, und obwohl ich die verschiedensten Töne produzierte, konnte ich kein einwandfreies Resultat erzielen. Ich beobachtete wohl, daß ab und zu ein Tier fortschwamm, aber von einem fluchtartigen Davoneilen, wie es GRABER bei gewissen hohen Tönen beobachtete, konnte ich nichts bemerken. Allerdings erwähnt GRABER ausdrücklich, daß er die Versuche nur mit frisch gefangenen Tieren anstellte, da länger im Aquarium gehaltene durch den Lärm der Umgebung gegen Geräusche abgestumpft seien. Ich muß gestehen, daß ich meine Versuche nur mit letztern Tieren anstellte. Auf ein Anklopfen an das Glas reagierten sie aber auffällig, während sie gegen stärkere Wasserschütterungen unempfindlich waren. Diese Tatsache, ebenso wie die Versuche GRABER'S, an deren Richtigkeit ich natürlich nicht im geringsten zweifeln möchte, würden ja wohl für das Vorhandensein einer Schallempfindung sprechen, und man könnte sagen, daß unser Organ das schallpercipierende wäre, wenn nicht auch Tiere mit extirpierten Organen genau so reagierten, wie ich experimentell feststellte. Wir kommen also wieder zu der schon früher ausgesprochenen Vermutung, daß außer dem Tympanalorgan noch andere schallpercipierende Organe vorhanden sind und daß sich außer den letztern

Tympanalorgane eben nur bei denjenigen Insecten herausgebildet haben, die im Besitze einer Stimme sind.

Eine Tatsache möchte ich noch anführen, der ich beim Experimentieren begegnete. Als ich auf der Violine das hohe e lang und andauernd anstrich, hörte ich im Aquarium gewissermaßen als Reaktion auf meinen Ton das bekannte Geräusch der *Corixa*. Da es mir nur ein einzigesmal gelang, diese Beobachtung zu machen, so ist der Zufall vielleicht mit im Spiele gewesen, obwohl ich nicht recht daran glauben kann, denn das Experiment erschien unzweideutig. Nie habe ich auch sonst wieder am Tage dieses Geräusch gehört als dies eine Mal. Handelt es sich hier nicht um bloßen Zufall, so ist die Frage nach dem Gehörorgan von *Corixa* entschieden. Wir müssen doch annehmen, daß das Tier den von mir gegebenen Ton gehört, ihn für den seiner Artgenossen gehalten und durch ihn zum Mitmusizieren bewegt worden ist. Allerdings wäre hiermit nur erwiesen, daß *Corixa* überhaupt hört. Daß unser Organ das tonpercipierende ist, ist wohl sehr wahrscheinlich, aber hierdurch nicht erwiesen.

Haben wir jetzt die hauptsächlichsten Gründe kennen gelernt, die uns dazu bestimmen, dem Sinnesorgan akustische Eigenschaften beizulegen, so bleibt noch die schwierige Frage übrig, wie das Organ wohl als solches funktioniert. Treten wir dieser Frage näher, so merken wir bald, wie lückenhaft unsere Kenntnisse hier sind und bleiben müssen.

Beginnen wir mit der tonerzeugenden Quelle! Die vom Männchen erzeugten Schallwellen pflanzen sich durch das Wasser fort und treffen auf die Lufthülle, die eine *Corixa* umgibt. Diese überträgt die Wellen auf die elastische Membran, die in Schwingungen gerät, ganz wie wir das von den Untersee-Schallsignalen her kennen. Nun wissen wir, daß die Nervenenden im Sinneskörper, speziell im Höcker, ihr Ende finden, und da dieser der Membran aufsitzende Teil natürlich mitschwingt, so werden auch die Nervenenden schwingende Bewegungen ausführen. Es würde sich also hier alles genau so verhalten wie bei den Tympanalorganen, bei denen auch nach GRABER „durch einigermaßen intensive Schallschwingungen sämtliche tympanale Endorgane und zwar eben vermittelt der Trommelfelle resp. des Trommelfellapparates in Mitbewegung versetzt werden“. Ob nun weiter unsere Stifte mit in Schwingungen versetzt werden und ob, wie GRABER weiter annimmt, der Achsenfaden im Stifte schwingt, diese

Fragen sind wohl nicht zu entscheiden und können immer nur Vermutung bleiben.

Die geringe Zahl der Stifte, der gewaltige Umfang des Sinneskörpers und die Tatsache, daß nur ein Bruchteil der Nervenenden, die zum Sinnesorgan führen, im Zusammenhang mit Stiften steht, legten mir die Vermutung nahe, daß unser Organ noch einer andern Funktion außer der des Hörens dient. Welche Funktion dies ist, gelang mir nicht zu ermitteln. Der Vollständigkeit wegen will ich aber die Versuche noch erwähnen, die ich in dieser Hinsicht anstellte.

Die Form des Kolbens erinnert uns in auffälliger Weise an die Halteren der Dipteren. Da wir letztere nun in Zusammenhang mit dem Flugvermögen bringen (exstirpiert man einer Fliege die Halteren, so wird das Flugvermögen zerstört), so lag es nahe, entsprechende Versuche mit unserm Sinnesorgan vorzunehmen. Ein Übelstand bei diesen Versuchen ist es allerdings, daß *Corixa* nicht leicht fliegt. Folgende Beobachtung lehrte mich, diesen Übelstand zum Teil zu beseitigen. Als an einem Sommernachmittag die Sonne besonders heiß auf die Aquarien schien, sah ich, daß die *Corixen* aufgelegt zum Fliegen waren. Ich mußte ein Tier dreimal wieder in das Aquarium zurückbringen, da es sofort wieder aufflog. Nun experimentierte ich sogleich folgendermaßen. Ich entfernte das Organ mit der Nadel. Man faßt hierbei das Tier am besten so mit der linken Hand von unten her, daß der Kopf des Tieres abgewandt ist. Dann hebt man mit einer spitzen Nadel, die man in der rechten Hand hält, den Deckflügel am Hinterrande vorsichtig hoch und fährt mit der Nadel an dessen innern Rand hin, wobei sich der Flügel langsam hebt. Ist man auf diese Weise mit der Nadel bis an den Hohlraum gelangt, so halte man mit einem Finger der linken Hand den Flügel in seiner Lage, während man mit der Nadel das Organ heraushebt. Daß die Tiere bei vorsichtiger Ausführung kaum durch die Exstirpation gestört werden, beweist die Tatsache, daß sich exstirpierte Tiere noch wochenlang hielten, ohne daß man bei ihnen besondere Veränderungen wahrnehmen konnte. Oft verklebte ich den Hohlraum auch mit Glyceringelatine und konnte auch kein besonders auffälliges Verhalten konstatieren. Bei allen so behandelten Tieren wurde aber konstatiert, daß sie nicht wieder aufflogen. Leider versäumte ich es seinerzeit, den Versuch zu machen mit Tieren, bei denen ich dieselbe Manipulation bis auf die Entfernung des Organs ausführte. So kann ich nicht mit Gewißheit sagen, ob

nicht doch die die Exstirpation begleitenden Manipulationen die Ursache sind und nicht das Fehlen des Organs.

In Frage käme noch das Vorhandensein eines chemischen Sinns für die Beschaffenheit der Luft. Doch habe ich in dieser Richtung nicht experimentiert.

Vorkommen bei den verschiedenen Arten von *Corixa* und Verwandten.

Alle bisher angeführten Untersuchungen und Beobachtungen habe ich an *Macrocorixa geoffroyi* (LEACH) ausgeführt. Wie verhalten sich nun die andern *Corixa*-Arten und Verwandte?

Bei allen auf S. 380 erwähnten Arten von *Corixa* habe ich das Vorhandensein des gleichen Sinnesorgans konstatieren können. Prinzipielle Unterschiede im Aufbau unseres Organs fand ich nicht vor. Auf die kleinen Differenzen einzugehen, hielt ich nicht für nötig.

Wichtig für mich war aber die Tatsache, daß *Sigara* (LEACH) oder *Micronecta* (KIRK.) im Besitz eines ähnlichen Organs ist. Mir stand nur ein trocknes Exemplar von *Sigara minutissima* aus der zoologischen Sammlung des hiesigen Instituts zur Verfügung. Immerhin konnte ich hieran das Vorhandensein eines ähnlichen, aber viel größeren Hohlraums konstatieren und in demselben gelegen Stigma, Sinnesorgan und Wulst, dieselben Teile wie bei *Corixa*. Daß nun gerade *Sigara* im Besitz desselben oder eines ähnlichen Organs ist und keine der andern von mir noch daraufhin angesehenen Wasservanzen, wie *Nepa*, *Notonecta*, *Nauroris* und *Ploca*, und daß *Sigara* die einzige der genannten Hemipteren ist, bei der sichere Beobachtungen über Tonproduktion vorliegen [sie soll nach HANDLIRSCH (2), p. 140, so laut zirpen, daß sie hierdurch ihre Gegenwart in einem Tümpel verrät], sind weitere Stützen für meine im vorigen Kapitel aufgestellte Behauptung.

III. Teil.

Über die abdominalen Drüsen der Larve.

Betrachten wir die Rückenseite einer lebenden *Corixa*-Larve, die vielleicht im 1. oder 2. Stadium steht, so fallen uns an dem ganz durchsichtigen Tier sofort 3 rotbraune Körper auf, die scheinbar als kleine Schildchen dem medialen Teil des Abdomens aufsitzen. Bei näherer Betrachtung erkennen wir in ihnen sackartige Drüsen, die dicht unter der Haut des 3.—5. Segments ge-

legen sind. Ihre Gestalt erkennt man aus Taf. 24, Fig. 2. Die zum 3. Segment gehörige Drüse ist kleiner als die folgenden Drüsen, die von annähernd gleicher Größe sind. Alle 15—20 Sekunden konnte ich eine rhythmische Kontraktion wahrnehmen, die unabhängig vom Herzschlag erfolgte. Wo liegen nun die Ausführungsgänge dieser Drüsen? Wir bemerken am Hinterrande von Segment 3—5 je zwei helle Kreise im dunklern Chitin, die sich als die Ausführungspori genannter Drüsen erweisen. Die zum 3. Segment gehörigen Pori liegen etwas näher aneinander als die zu den folgenden Segmenten gehörigen. Da sich der zwischen den Pori gelegene Teil des vorhergehenden Segments etwas über das folgende Segment wölbt, erhalten die Pori eine mehr schlitzförmige Gestalt (vgl. Taf. 24, Fig. 2, 3, 9).

Die genannten Drüsen erhalten sich durch alle Larvenstadien hindurch, abgesehen von der zum 3. Segment gehörigen. Letztere Drüse ist bei ältern Larven reduziert, und nur ihre Ausführungspori sind erhalten geblieben. Die relative Größe der zum 4. und 5. Segment gehörigen Drüsen nimmt mit fortschreitender Entwicklung ab, eine Tatsache, die PAUL MAYER auch bei *Pyrrhocoris* beobachtet hat. Auch bei der Imago sind sie angelegt und bei frisch gehäuteten Exemplaren deutlich sichtbar. Infolge der starken Faltung der Intersegmentalhäute liegen sie hier sehr versteckt. Sobald das Chitin erhärtet ist, sind sie nicht mehr sichtbar. Bei den männlichen *Corixen* tritt mit der Asymmetrie auch eine Verschiebung der Drüsen, besonders der hintersten, ein. Daß die Drüsen bei der Imago noch funktionsfähig sind, halte ich für wenig wahrscheinlich, da sie hier ja unter den Flügeln liegen und mit dem Wasser nicht in direkter Berührung sind.

Ich fand die erwähnten Drüsen in der Literatur nicht beschrieben. Analoge Drüsen sind von VERHOEFF und HEYMONS bei *Gymnoceraten* beschrieben worden. Bei den *Cryptoceraten* hat sie VERHOEFF vermißt. Er schreibt p. 59: „Den Hydrometriden fehlen die Rückendrüsen, wie den Wasser-Rhynchoten, denen sie ja auch denkbarerweise keinen Nutzen mehr gewähren können.“ Wie wir gesehen haben, kommen also die fraglichen Drüsen auch bei Wasser-Rhynchoten vor, und ich möchte ihnen hier dieselbe Funktion zusprechen wie bei den Land-Rhynchoten, wo sie ja als Stinkdrüsen bekannt sind. Beachten wir, daß die Drüsen bei jungen Larven viel stärker entwickelt sind als bei alten Larven, daß sie bei der Imago kaum noch funktionsfähig sind und hier durch die Thoracaldrüse ersetzt werden, so kommen wir wohl zu der Ansicht, daß es sich

hier um Drüsen zur Abwehr von Feinden handelt. Die Natur hat eben den zarten Geschöpfen in den ersten Stadien, in denen sie einen Schutz viel nötiger haben als später, ein Verteidigungsmittel in Gestalt der Drüsen verliehen. Ich stelle es mir nun so vor, daß sich die Larven mit einer ständigen Wolke von Stinkstoffen umgeben, wofür die regelmäßigen Kontraktionen sprechen. Da das Wasser die Stoffe fortwährend wegspülen wird, so ist ein immerwährendes Erneuern notwendig.

In dieser Richtung stellte ich folgenden Versuch an: Ich brachte 5 junge Larven von *Corixa* und 5 große Daphniden mit einem Dutzend Ploeen zusammen. An demselben Tage noch wurden sämtliche Daphniden verzehrt, aber keine einzige Larve. Auch am folgenden Tage waren noch alle Larven am Leben. Späterhin starben 2, während sich die übrigen noch tagelang hielten, ohne von den Ploeen angerührt zu werden. Dieser Versuch scheint doch sehr dafür zu sprechen, daß unsere Larven im Besitz eines abwehrenden Mittels sind. Daß die Drüsen hierfür in Betracht kommen, ist mehr als wahrscheinlich.

IV. Teil.

Über die Asymmetrie des männlichen Abdomens.

Vergleichen wir das Abdomen einer männlichen Imago von *Corixa* mit demjenigen einer weiblichen, so fällt uns sofort ein durchgreifender Unterschied auf, der es uns gestattet, auf den ersten Blick männliche Individuen von weiblichen zu unterscheiden. Während nämlich das weibliche Abdomen aus regelmäßigen Segmenten sich aufbaut, sind vom männlichen Abdomen die Segmente 4—8 stark modifiziert und asymmetrisch gestaltet (vgl. Taf. 24, Fig. 13).

So oft wir in der Literatur nun einer Erwähnung dieser sonderbaren Asymmetrie begegnen, nie finden wir einen Grund ihrer Ausbildung angegeben. Ich verdanke es einem glücklichen Zufall, diesen Grund angeben zu können. Vorher möchte ich aber bemerken, daß es nicht meine Absicht ist, eine genaue Beschreibung der modifizierten Segmente zu geben, da mich dies doch zu weit von meiner Aufgabe entfernt hätte.

Die auffällige Asymmetrie ist schon früh beobachtet worden. Schon HAHN schreibt 1853 in seinem Werke „Die wanzenartigen Insekten“: „Der Hinterleib des männlichen Geschlechts hat eine ganz eigentümliche Bildung, indem bei einer ganzen Reihe von Exemplaren, welche ich verglich, auf ganz gleiche Weise die Platten

von Segment 3—7 seitlich unsymmetrisch verschoben sind. AMYOT und SERVILLE scheinen dies schon bemerkt zu haben, er hebt aber das Unsymmetrische nicht hervor und hält diese für die Weiber.“ Eine Erklärung gibt er nicht. FIEBER erwähnt sie auch, doch sind seine Aufzeichnungen ohne Belang. HANDLIRSCH schreibt in seiner Abhandlung über die Stridulationsorgane bei den Rhynchoten (1900) p. 138: „Die Asymmetrie hängt von den Genitalien ab und kommt je nach der Richtung derselben nach rechts oder links in einer Verschiebung oder Verzerrung der Segmente in einer dieser Richtungen zum Ausdruck.“ Neuere Angaben über die Asymmetrie weiß ich nicht zu verzeichnen.

Nach meinen Untersuchungen nun möchte ich behaupten, daß die ganze Asymmetrie darauf hinausläuft, einen tiefen, bis in die Körpermitte reichenden Spalt (*Sp*) zwischen Segment 5 und 6 entstehen zu lassen, der sich bei *Macrocorixa geoffroyi* von der linken Seite her auftut. Bei den meisten andern und kleinern Arten liegt dieser Spalt auf der rechten Seite des Körpers. Er entsteht durch tiefe Faltungen der Intersegmentalhaut, die sich an genannter Stelle bis fast in die Körpermitte faltet. Eine Folge hiervon ist die Verlagerung sämtlicher innerer Teile auf die schmale Verbindung, die zwischen der vordern und hintern Abdomenhälfte entsteht. In der Ruhelage nun, wenn man nicht an den hintern Segmenten zieht, ist von der Existenz dieses Spaltes nichts zu bemerken, da sich der abgerundete vordere, bei *Macrocorixa g.* linke Teil von Segment 6 in eine Aushöhlung des vorhergehenden Segments schiebt. Überhaupt zeigen diese letzten Segmente eine sehr große Verschiebbarkeit gegeneinander und einen teilweisen Zerfall der Tergite und Sternite, was alles darauf hinausläuft, die Beweglichkeit dieser hintern Partie zu erhöhen.

Wozu braucht nun *Corixa* im Gegensatz zu allen andern Wanzen eine so auffällige Beweglichkeit dieser Segmente?

Beobachten wir einmal den Geschlechtsakt bei *Corixa*. Wir finden das Männchen auf dem Rücken des Weibchens sitzend und dasselbe so umklammernd, daß es mit seinen Vorderfüßen den Meso- oder Metathorax vom Weibchen umschließt. In dieser Stellung schwimmt das Männchen 1—2 Tage mit dem Weibchen umher. Die Luftaufnahme beider wird nicht verhindert, da ja das Männchen nicht direkt auf dem Weibchen sitzt. Nun beobachten wir, daß von Zeit zu Zeit das Männchen den hinter dem Spalt gelegenen Teil des Abdomens herabbiegt und unter das weibliche Abdomen schiebt,

so daß also der vor dem Spalt gelegene Teil des Körpers dorsal vom Weibchen, der hinter dem Spalt gelegene Teil des männlichen Abdomens ventral vom Weibchen zu liegen kommt. Oder wir können auch so sagen, daß das Weibchen den hintern Teil seines Abdomens in diesen Spalt hineinschiebt. Zur Fixierung dieser Stellung bringt man die Tiere in kochenden absoluten Alkohol. Da die Vagina ventral liegt, der Penis aber dorsalwärts hervortritt, so ist eine Begattung auf diese Weise ermöglicht. Dieser eigentliche Geschlechtsakt währt nur kurze Zeit und erfolgt unter heftigem Zittern des Männchens. Da das Herabbiegen der Segmente nur während des eigentlichen Geschlechtsaktes stattfindet, so ist es erklärlich, daß dieser Vorgang den Forschern, die die Begattung bei *Corixa* beschrieben haben, entgehen konnte.

Bei den kleinern Arten, die durchweg den Spalt auf der rechten Körperseite haben, wird natürlich der entsprechende rechte Teil des hintern männlichen Abdomens herabgebogen.

Steht nun mit dieser eigentümlichen Begattungsweise *Corixa* allein da, und wie verhalten sich ihre nächsten Verwandten? Eine gleiche Unregelmäßigkeit fand ich nur noch bei ihrer nächsten Verwandten, nämlich *Sigara*, ausgebildet. Vermutlich kommt also bei *Sigara* eine ganz ähnliche Begattungsweise vor. Da mir kein lebendes Material von *Sigara* zur Verfügung stand, konnte ich die Begattung hier nicht beobachten. Bei *Notonecta* finden wir die Abdominalsegmente sehr elastisch miteinander verbunden, so daß sie während der Begattung um die rechte Kante des weiblichen Abdomens gebogen werden können. Der Penis würde hier seitlich an die Vagina herantreten. Eine Asymmetrie ist bei ihnen aber nicht ausgebildet. Es ist leicht denkbar, daß diese beschriebene Begattungsweise von *Notonecta* zur Ausbildung des Spaltes bei *Corixa* geführt hat.

Bei Betrachtung von Fig. 13 fällt uns sofort die ovale, mit Zähnchen besetzte Platte (*Str*) auf, die dem Tergit 6 aufsitzt. Dieser sog. Striegel ist von BUCH. WHITE aufgefunden, am ausführlichsten von HANDLIRSCH (2) beschrieben und als Musikinstrument gedeutet worden. Nach HANDLIRSCH (p. 139) soll durch Reiben der Striegel am Flügelrande ein Ton erzeugt werden. Betrachten wir uns aber den Flügelrand näher, so zeigt er an bewußter Stelle keine besonders auffällig umgebogene Kante, die hierzu geeignet wäre. Außerdem stehen die Zinken des Striegels alle wenig schräg dorsalwärts und zwar nach der Medianlinie des Körpers zu gerichtet. Ich kann mir nun nicht recht vorstellen, wie durch eine wedelnde Bewegung des

Abdomens diese Zinken am Flügelrande einen Ton erzeugen können. Ihre Stellung spricht m. E. gegen eine solche Deutung. Bemerke ich nun noch, daß diese Ansicht HANDLIRSCH's nicht durch direkte Beobachtung gestützt ist und daß, wie wir wissen, schon ein Musikorgan bei *Corixa* existiert, so hat obige Erklärung wenig Wahrscheinlichkeit für sich.

Die auffällige Lage des Striegels direkt hinter dem Spalt und das Wechseln seiner Lage mit der Lage des Spaltes (bei Arten mit rechtem Spalt liegt der Striegel auch rechts) hat mich nun zu der Vermutung geführt, daß dem Striegel bei der Begattung eine Rolle zufällt. Vielleicht dient er als Reizorgan bei der Begattung, vielleicht auch hat er weiter keinen Zweck, als dem untergeschobenen Teil des männlichen Abdomens einen festen Halt zu geben, dadurch daß die Reibung beider Abdomenflächen aneinander vergrößert wird. Eine analoge Bildung an der Ventralseite des weiblichen Abdomens vermißte ich.

Biologische Notizen.

Zum Schluß möchte ich noch einige Angaben über Vorkommen, Fang und Lebensdauer von *Corixa* geben.

Die folgenden Daten beziehen sich zunächst auf Fänge in demselben Teiche. Im Anfang Juni 1909 traten die ersten jungen Larven in den Tümpeln der Greifswalder Umgebung auf. Zu derselben Zeit wurden noch 10 weibliche Imagines, aber keine männlichen gefangen. Am 5. Juli wurden 12 Larven, die vor der letzten Häutung standen, und keine Imago gefangen. Die alten Imagines waren also ausgestorben, die neuen noch nicht entwickelt. Am 16. Juli häutete sich im Aquarium die erste Larve zur Imago. Am 26. Juli wurden gefangen 21 Larven und 18 Imagines von *Macrocorixa g.*, am 8. August nur noch eine ansgewachsene Larve und 38 Imagines und am 20. August 31 Imagines. Am 10. September fing ich in demselben Teiche keine Larve und keine Imago mehr. Plötzlich, ohne besonders auffällige Ursache, waren sämtliche Corixen aus diesem Teich verschwunden. Auch in den Nachbarteichen war nichts von ihnen zu entdecken. Es ist dies eine Beobachtung, die schon öfters, auch von Herrn Prof. G. W. MÜLLER, gemacht wurde. Worauf sie zurückzuführen ist, vermag ich nicht anzugeben. — Larven von kleinern *Corixa*-Arten wurden noch bis in die letzte Hälfte des Oktobers gefangen, nie mehr aber Larven von *Macro-*

corixa g. Imagines von *Corixa*, auch von *Macrocorixa g.*, konnte ich bis in den Dezember hinein bekommen.

Als sicheres Resultat dieser Beobachtungen kann ich anführen, daß die überwinterten Imagines im Frühjahr (April, Mai) zur Begattung schreiten, dann aber 8—14 Tage nach derselben absterben. Die ausschlüpfenden Jungen wachsen in demselben Sommer zu Imagines heran, die dann als solche wieder überwintern. Im Winter hielt ich lebende Imagines im Aquarium und fütterte sie mit Daphniden. Die so gehaltenen Tiere schritten ebenfalls im folgen-Frühjahr zur Begattung.

Nachtrag.

Es gelang mir während der Drucklegung vorliegender Arbeit, noch folgende Beobachtungen über das Musizieren der Corixen zu machen, die die Auffassung der Verhältnisse, wie ich sie an früherer Stelle vertrat, nur bestätigen konnten.

Am 22. 3. abends 10 Uhr wurde eine männliche *Corixa striata* L. beim Musizieren beobachtet. (Eine Schwierigkeit bei diesen Beobachtungen ist es, daß die Tiere nur bei Dunkelheit musizieren.) Deutlich konnte ich zweierlei Töne hören: einen scharfen, kurzen Ton, den ich an früherer Stelle schon beschrieb und mit dem Messerwetzen verglich, daneben, oder vielmehr abwechselnd mit diesem Ton, einen zweiten, mehr singenden Ton von derselben Höhe, aber ohne Intervalle. Er klingt viel zarter als der andere Ton und läßt sich ganz gut mit dem Zirpen der Grillen vergleichen.

Wie werden nun beiderlei Töne hervorgebracht?

Der erste scharfe Ton entsteht bei gleichmäßigem Reiben der nebeneinanderstehenden und sich mit der Spitze berührenden Tarsen der Vorderbeine über den querverieften Schnabel. Die Intervalle ergeben sich dadurch, daß das Tier, nachdem es die Bewegung ausgeführt hat, die Tarsen hebt, um das Reiben zu wiederholen. Dieses gleichzeitige Reiben mit beiden Tarsen ist wohl noch nicht mit Bestimmtheit für den scharfen Ton verantwortlich gemacht worden, soviel auch über diesen Gegenstand schon publiziert worden ist. Der zweite, singende Ton wird hervorgebracht durch abwechselndes Reiben der beiden Tarsen über den Schnabel, wobei dieselben sich so schnell ablösen, daß ein einheitlicher Ton von derselben Höhe wie der scharfe Ton entsteht.

Diese Beobachtungen wurden wiederholt gemacht, und die Ton-

produktion war nie von einer Bewegung des Abdomens begleitet. Ich habe mir mit Absicht dieselbe Art verschafft und beobachtet, an der BALL die Bewegung des Abdomens gesehen haben will; doch konnte ich niemals etwas Derartiges beobachten. Obwohl kein Forscher nach BALL diese Bewegung wieder beobachtet hat, sondern stets nur von einer Bewegung der Vorderbeine gesprochen wird, so zieht sie sich doch durch die ganze Literatur über das Musizieren der Corixen und veranlaßte HANDLIRSCH, den Striegel mit der Tonproduktion in Zusammenhang zu bringen.

Ferner wurde von mir noch *Callicorixa praeusta* beobachtet. Sie besitzt überhaupt keinen Striegel und bringt beide Töne hervor.

Bei *Corixa geoffroyi* habe ich nur den scharfen Ton vernommen, der viel tiefer klingt als der der vorher erwähnten Arten. Eine direkte Beobachtung gelang mir aber bei dieser Art nicht.

[Wegen der Literatur über das Musizieren der Corixen verweise ich auf HANDLIRSCH (2), p. 134—136.]

Literaturverzeichnis.

- V. ADELUNG, N., 1892, Beiträge zur Kenntnis des tibialen Gehörapparates der Locustiden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 54, p. 316—349.
- APATHY, ST., 1897, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 12, p. 495—748.
- BOLLES-LEE, A., 1883, Bemerkungen über den feineren Bau der Chordotonalorgane, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 23, p. 133—140.
- BURMEISTER, A., 1832, Handbuch der Entomologie, Vol. 1 u. 2, Berlin.
- DOGS, W., 1908, Metamorphose der Respirationsorgane bei *Nepa cinerea*, in: Mitt. nat. Verein Neuvorpommern Rügen, Jg. 40; zugleich Diss., Greifswald (mir hat d. Diss. vorgelegen).
- DUFOUR, L., 1833, 1. Recherches anatomiques et physiologiques sur les Hémiptères, in: Mém. Savants étrang. Acad. Sc. Paris, Vol. 4, p. 129—462.
- , 1834, 2. Résumé des recherches anatomiques et physiologiques sur les Hémiptères, in: Ann. Sc. nat. (2), Zool., Vol. 1, p. 232—239.
- FIEBER, F. X., 1851, 1. Genera Hydrocorum secundum ordinem naturalem in familias disposita, in: Abh. böhm. Ges. Wiss. (5), Vol. 7, p. 181—212.
- , 1851, 2. Rhynchotographien, *ibid.*, p. 426—486.
- , 1861, 3. Die europäischen Hemiptera, Prag.
- GARNER, R., 1865, On the vocal organ of the *Corixa*, an aquatic Insect, in: Rep. Brit. Assoc., Note, p. 122.
- GRABER, V., 1875, 1. Die tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren, Wien.
- , 1881—1882, 2. Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 20—21.
- HAHN, C. W., 1831—1846, Die wanzenartigen Insekten, abgebildet und beschrieben; fortgesetzt von HERRICH-SCHÄFFER, Nürnberg.

- HANDLIRSCH, H., 1899, 1. Wie viele Stigmen haben die Rhynchoten? Ein morphologischer Beitrag, in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, Vol. 49, p. 499—510.
- , 1900, 2. Zur Kenntnis der Stridulationsorgane der Rhynchoten, in: Ann. naturh. Hofmus. Wien, Vol. 15, p. 127—141.
- , 1900, 3. Neue Beiträge zur Kenntnis der Stridulationsorgane bei den Rhynchoten, in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, Vol. 50, p. 555—560.
- HEYMONS, R., 1899, Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten, in: Nova Acta Acad. Leop., Vol. 74, p. 349—456.
- KUHLGATZ, TH., 1909, Rhynchota, in: BRAUER, Die Süßwasserfauna Deutschlands, Heft 7, p. 37—110, Jena.
- LEYDIG, FR., 1855, 1. Zum feineren Bau der Arthropoden, in: Arch. Anat. Physiol., p. 399—406.
- , 1860, 2. Ueber Geruchs- und Gehörorgane der Krebse und Insekten, *ibid.*, p. 340 ff.
- SCHMIDT-SCHWEDT, 1891, Kerfe und Kerflarven des süßen Wassers, besonders der stehenden Gewässer, in: ZACHARIAS, Die Tier- und Pflanzenwelt des Süßwassers, Leipzig, Vol. 2, p. 51—120.
- SCHULTZE, O., 1879, Die fibrilläre Struktur der Nervenenden bei Wirbellosen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 16, p. 57—111.
- SCHWABE, I., 1906, Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren, in: Zoologica, Vol. 20 (Heft 50), p. 1—154.
- SCHLÖDTE, 1870, On some new fundamental principles in the morphology and classification of Rhynchota, in: Ann. Mag. nat. Hist. (4), Vol. 6 [Translated from: Naturhist. Tidskr. (3), Vol. 6, 1869].
- V. SIEBOLD, TH., 1844, Ueber das Stimm- und Gehörorgan der Orthopteren, in: Arch. Naturg., p. 53—81.
- VERHOEFF, 1893, Vergleichende Untersuchungen über die Abdominalsegmente der weiblichen Hemiptera-Heteroptera und Homoptera, in: Verh. naturh. Ver. Rheinland Westfalen, zugleich Diss., Bonn (mir hat die Diss. vorgelegen).

Erklärung der Abbildungen.

<i>Ax</i> Achsenfaden	<i>Pt</i> ₂ u. <i>Pt</i> ₃ mesothoracales (2), metathoracales (3) Paratergit
<i>B</i> Basis	<i>Ri</i> Ringbildung am Stigma
<i>C</i> Coxa des 3. Beinpaars	<i>R</i> Luftrinne
<i>Ch</i> Chitinbäumchen der Stigmenmembran	<i>m. R. Z</i> mittlere Ringzone
<i>Co</i> Costalrand des Deckflügels	<i>u. R. Z</i> untere Ringzone
<i>d</i> dorsal	<i>S</i> Sinnesorgan
<i>Ek</i> Endknöpfchen im Stift	<i>Sbp</i> ₂ u. <i>Sbp</i> ₃ Subcoxalplatte des Meso- (2) und Metathorax (3)
<i>Fs</i> Fortsatz zur Stütze des Deckflügels	<i>St</i> Stift
<i>Fl</i> flaschenförmiger Teil des Sinnesorgans	<i>Ste</i> ₅ Sternum des 2. Abdominal-segments
<i>G</i> Ganglion	<i>Sti</i> Stigma
<i>uGZ</i> unipolare Ganglienzelle	<i>Str</i> Striegel
<i>Gf</i> Ganglienfortsatz	<i>Sp</i> Spalt
<i>H</i> Hohlraum	<i>S. Z</i> Sinneszelle
<i>Hö</i> Höcker	<i>S. Zk</i> Sinneszellenkern
<i>K</i> ₁ u. <i>K</i> ₂ Kuppen des Höckers	<i>T</i> ₁ Pronotum
<i>Ko</i> Kolben	<i>T</i> ₂ Mesonotum
<i>M</i> radiär gestreifte Membran	<i>T</i> ₃ Metanotum
<i>M</i> Stigmenmembran	<i>T</i> _{4, 5} Tergit des 1. u. 2. Abdominal-segments
<i>N</i> Nerv	<i>Tr</i> Trachee
<i>O</i> Öffnung des Stigmas	<i>Tr. M</i> Tracheenmembran
<i>P</i> Ausführungspori der Abdominaldrüsen	<i>v</i> ventral
	<i>W</i> Wulst

Tafel 24.

Fig. 1—3. Larven des 1.—3. Stadiums, von der Dorsalseite gesehen.
Fig. 1 16:1, Fig. 2 13:1, Fig. 3 14:1.

Fig. 4. Sagittalschnitt durch Kopf und Thorax, a) der Larve, 5 : 1, b) der Imago, 6 : 1.

Fig. 5. Schematischer Schnitt durch die Larve des 3. Stadiums in der Ebene der Linie *AB* in Fig. 6.

Fig. 6. 3. Larvenstadium. Meso-Metathorax, 1. und 2. Abdominalsegment in der Medianlinie durchschnitten und ausgebreitet. Innenansicht. 45 : 1.

Fig. 7. 4. Larvenstadium. Wie Fig. 6 außer Mesonotum. 25 : 1.

Fig. 8. Schematischer Schnitt durch die Larve des 4. Stadiums in der Richtung der Ebene *AB* in Fig. 7.

Fig. 9. Totalbild der Larve des 5. Stadiums. Nach Entfernung der linken Hälfte von Meso-Metanotum, 1. und 2. Abdominaltergit. 12 : 1.

Fig. 10a—e. Verschiedene schematische Querschnitte durch die Larve des 5. Stadiums in der Richtung der Ebenen a) *AB*, b) *CD*, c) *EF*, d) *GH*, e) *IK* in Fig. 9.

Fig. 11. Seitenansicht der vordern Hälfte der Imago bei der Luftaufnahme. 9 : 1.

Fig. 12a. Schrägansicht des Meso-Metathorax und 1. Abdominalsegments der Imago nach Entfernung der Flügel. Richtung des Pfeils ist die dorsale Mittellinie. 26 : 1.

Fig. 12b. Schematischer Schnitt in der Ebene der Linie *AB* in Fig. 12a.

Fig. 13. Männliches Abdomen nach Entfernung von Segment 1—3, von der Dorsalseite gesehen. 13 : 1.

Fig. 14a, b, c. Schematische Querschnitte durch Stigmen. a) Typus der Abdominalstigmen nach DOGS' Fig. 7a. b) u. c) Stigma 2 der Imago.

Fig. 15. Seitenansicht des Höckers. Die punktierten Linien zeigen tiefere Einstellung.

Fig. 16. Endigung der Nerven im Höcker.

Tafel 25.

Fig. 17. Totalbild von Wulst, Sinnesorgan und Stigma 2 der Imago. 135 : 1.

Fig. 18. Schnitt durch das Sinnesorgan in der Richtung der Ebene *AB* in Fig. 17.

Fig. 19. Innenansicht von Wulst, Sinnesorgan und Stigma. Letztere sind als durch die Trachee scheinend gezeichnet. 35 : 1.

Fig. 20. Innenansicht des Sinnesorgans nach Entfernung der Membranen. Schematisiert.

Fig. 21. Totalbild des Ganglion mit einer Ganglienfortsetzung.

Fig. 22. Profilansicht des Sinnesorgans mit eingezeichnetem Nerven. Schematisiert.

Fig. 23. Schrägschnitt durch das Sinnesorgan in der Richtung der Ebene *CD* in Fig. 17. 176 : 1.

Fig. 24. Optischer Längsschnitt eines Acridier-Stiftes. Nach SCHWABE, p. 67.

Fig. 25. Optischer Längsschnitt durch einen *Corixa*-Stift.

Fig. 26a, b, c. Schrägschnitte durch *Corixa*-Stifte.

Fig. 27. Schematischer Schnitt durch die mittlere Ringzone eines *Corixa*-Stiftes.

Fig. 28. Schematischer Schnitt durch die untere Ringzone eines *Corixa*-Stiftes.



Fig. 1. Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4a.

Fig. 4b.



Fig. 5.

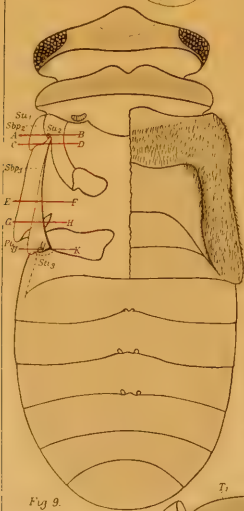


Fig. 9.



Fig. 10a.



Fig. 10b.



Fig. 10c.

Fig. 10d.

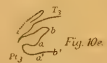


Fig. 10e.



Fig. 11.

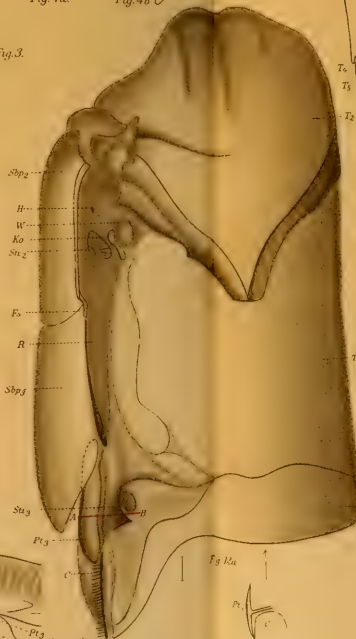


Fig. 12a.

Fig. 12b.

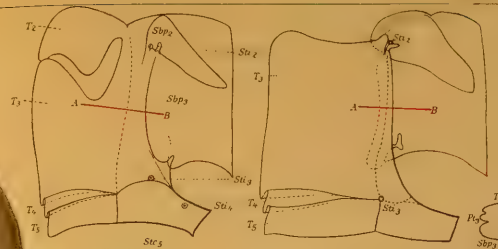


Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 8.

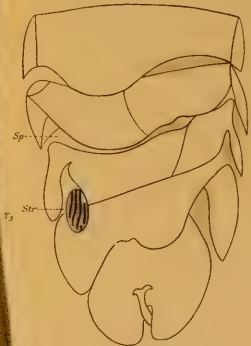


Fig. 13.

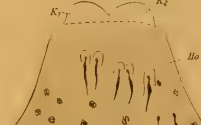


Fig. 15.

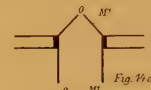


Fig. 14a.

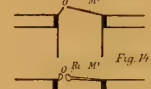


Fig. 14b.



Fig. 14c.



Fig. 16.

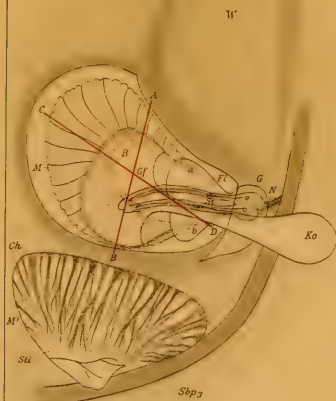


Fig. 17.

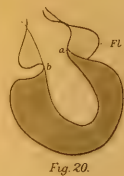


Fig. 20.

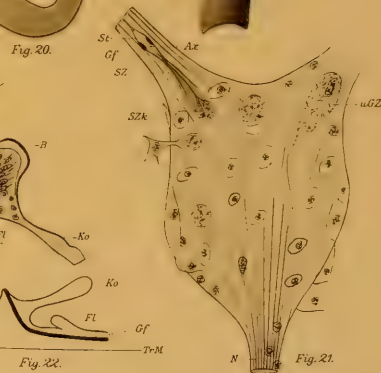


Fig. 21.

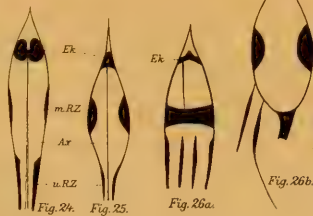


Fig. 24.

Fig. 25.

Fig. 26a.

Fig. 26b.

Fig. 26c.

Fig. 28.



Fig. 27.

Fig. 23.

Fig. 22.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die Gattung *Cephalothrix* und ihre Bedeutung für die Systematik der Nemertinen.

Von

G. Wijnhoff.

Mit Tafel 26—29 und 1 Abbildung im Text.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	428

I. Anatomischer Teil.

Die Anatomie der Gattung *Cephalothrix*.

1. Habitus	429
2. Die Haut	431
3. Die Basalmembran	437
4. Die äußere Ringmuskelschicht	438
5. Die innere Längsmuskelschicht	439
6. Die innere Ringmuskelschicht	443
7. Die Längsmuskelplatte	448
8. Das Parenchym	452
9. Die Kopfdrüse	455
10. Das Rhynchodäum	460
11. Der Rüssel	462
12. Das Rhynchocölom	472
13. Der Darm	475
14. Das Blutgefäßsystem	481
15. Die Nephridien	489

16. Die Gonaden	494
17. Das Nervensystem	496
18. Die Sinnesorgane	523
Übersicht der Resultate	527

Einleitung.

Als ich mich, auf Anregung meines Lehrers des Herrn Prof. HUBRECHT, mit Nemertinenstudien zu beschäftigen anfang, erregte die Frage nach der Existenzberechtigung der Ordnung Mesonemertini sofort mein Interesse. Während erst seit wenigen Jahren die Lehrbücher der Zoologie anfangen, die von BÜRGER schon seit 1890 aufgestellte und seitdem von allen Autoren befolgte Systematik zu übernehmen, haben sich seit 1900 einige Stimmen erhoben, die die ältere HUBRECHT'sche Systematik wiederherzustellen versuchen. Es sind hauptsächlich die Arbeiten BERGENDAL's gewesen, die zu diesem Streit veranlaßt haben, indem sie die Existenzberechtigung der Ordnung Mesonemertini BÜRGER in Zweifel zogen. Um diese Ordnung hat sich der Streit konzentriert. Es war meine Absicht, durch erneute Untersuchungen an Proto- und Mesonemertinen mir ein Urteil zu bilden über die gegenseitige Verwandtschaft der in diesen Ordnungen zusammengebrachten Gattungen. Das Studium der Literatur belehrte mich aber, daß unsere lückenhafte Kenntnis der Gattung *Cephalothrix* wahrscheinlich die Hauptursache dieser Meinungsverschiedenheit ist. Es war darum vor allem notwendig, die Anatomie dieser merkwürdigen Würmer besser kennen zu lernen, um erst nachher auf die eigentliche Frage zurückzukommen, was die nächsten Verwandten der Cephalotrichiden sind. Diesen zwei Abschnitten meiner Untersuchung hoffe ich einen dritten über die Embryologie der Cephalotrichiden hinzufügen zu können.

Das Material für meine Untersuchung erhielt ich durch die Freundlichkeit des Herrn Prof. HUBRECHT von der Zoolog. Station in St. Andrews, Schottland. Weiter aber standen mir durch die Freundlichkeit meines Lehrers zur Verfügung die Präparate des Herrn Prof. HUBRECHT von *C. linearis* und *signata*, des Herrn Dr. A. C. OUDEMANS von *C. linearis* und eine *Cephalothrix linearis* aus der Sammlung des leider verstorbenen Herrn Prof. D. BERGENDAL. Zu großem Dank hat mich ferner Herr Prof. PUNNETT verpflichtet für mir mehrfach erwiesenes freundliches Entgegenkommen. Ich erlaube mir ihm hier meinen wärmsten Dank abzustatten für die

Überlassung seiner Präparate von *Carinesta orientalis*, deren Studium mir bei meinen Untersuchungen höchst erwünscht erschien.

I. Teil.

Die Anatomie der Cephalotrichidae.

1. Habitus.

Die Arten der Gattung *Cephalothrix* weisen eine große Übereinstimmung in ihrem Habitus auf. Sie unterscheiden sich von allen andern Nemertinen durch ihre fadenförmige Gestalt. Man kann keine Beschreibung dieser Gattung finden, in der der charakteristische Habitus nicht erwähnt wird. Nur eine Species scheint sich den übrigen nicht anzureihen, nämlich *C. signata*. Beschreibt BÜRGER (1895, p. 540) sie doch als eine „Form, welche äußerlich einem kleinen *Cerebratulus* nicht unähnlich war“.

Die Länge dieser Würmer schwankt sehr, auch innerhalb einer einzigen Gattung. Wenn ich nur erwähne, daß JOHNSTON für *C. flustrae* $1\frac{1}{2}$ mm und JOUBIN für *C. linearis* 50—60 cm angibt, so wird man sich vorstellen können, wie sehr die Länge dieser Tiere wechselt. Es ist aber keineswegs sicher, daß diese Extreme der Gattung *Cephalothrix* angehören: wenn wir nur die sichern Arten in Betracht nehmen, so werden die Grenzen der Schwankungen zwar sehr eingengt, lassen aber doch noch einen Spielraum von 10—20 mm bei *Astemma filiformis* JOHNSTON, bis 200—300 mm für *Cephalothrix longissima* KEFERSTEIN.

Innerhalb der Arten sind die Längenschwankungen der Individuen nicht so groß. So stimmen z. B. alle Angaben für *C. rufifrons* darin überein, daß sie eine Länge von 20—40 mm hat. Meine eignen Exemplare weisen ungefähr diese Länge auf, sind durchschnittlich vielleicht ein wenig größer. Bei den von BÜRGER als Synonyme zu *Cephalothrix linearis* genannten Formen unterliegt aber die Länge sehr großen Schwankungen; ÖRSTED's *Astemma longum* hat 35 mm Länge, KEFERSTEIN's *C. longissima* dagegen 200—300 mm. Zum Teil wird man diese Längenunterschiede wohl der Unvollständigkeit der gemessenen Individuen zuschreiben müssen; wahrscheinlich aber wird die Zukunft uns lehren, daß nicht alle bis jetzt als *C. linearis* beschriebenen oder als Synonyme dieser Art aufgefaßten Formen in dieselbe Art eingereiht werden können und daß *C. linearis* BÜRGER einen Sammelbegriff darstellt und in ver-

schiedene Arten aufgelöst werden muß. Mir standen keine vollständigen Exemplare von *C. filiformis* und *C. linearis* zur Verfügung. Für erstere Art verweise ich darum auf die Angaben von McINTOSH, der 3—4 inches, d. h. 76—102 mm, als die normale Länge seiner *C. linearis* (= *filiformis*) angibt. Sie gehört also zu den größeren *Cephalothrix*-Arten.

Die Breite der verschiedenen Arten scheint im allgemeinen im Verhältnis zu ihrer Länge zu stehen. Für die kleinere *C. rufifrons* wird allgemein für die Breite $\frac{1}{2}$ mm angegeben, was gerade die Breite meiner Individuen ist. Die 13 mm lange *C. lineatus* JOHNSTON ist „scarcely $\frac{1}{2}$ mm“ breit. Dagegen ist *C. bipunctata* 60—100 mm lang und 1 mm breit, *C. filiformis* 75—100 mm lang (nach McINTOSH) und 1 mm breit, *C. linearis* BÜRGER 120 mm lang und 1 mm breit. Daß *C. signata* sich diesen Verhältnissen nicht anschließt, kann man der oben zitierten Beschreibung schon entnehmen. BÜRGER konstatiert außerdem, daß die Länge seines Exemplars 30 mm, die Breite 2—2 $\frac{1}{2}$ mm war, also eine für *Cephalothrix* abnorme Dicke, speziell wenn man die Kürze des Tieres in Betracht zieht.

Die Zeichnung der *Cephalotrichidae* scheint auch ziemlich eiförmig zu sein; die verschiedenen Arten haben eine weiße oder gelbliche Farbe, die keine besondere Nuancierung zeigt. Meistens ist die Kopfspitze weiß und kann dann, wie bei *C. rufifrons* und *bipunctata*, scharf begrenzte Pigmentflecken von verschiedener Farbe aufweisen. Die gelbe Farbe der fixierten *C. rufifrons* und *filiformis*, welche mir zur Verfügung standen, rührte von der Anwesenheit von Schleimzellen in der äußern Haut her. Diese Zellen fehlen in der Kopfspitze, die auch vollkommen weiß war. Bei schwachen Vergrößerungen konnte man die Drüsenzellen als gelbe Punkte auf weißem Grunde sehr gut unterscheiden; Fig. 1 und 2 zeigen sie in der Vorderdarmregion von *C. filiformis*. Aus diesen Figuren ist auch ihre Abwesenheit in der Kopfspitze ersichtlich. Die mikroskopische Untersuchung bestätigt diese Meinung. Pigmentflecken scheinen in der Kopfspitze von *C. filiformis* und *linearis* zu fehlen. *Cephalothrix signata* weicht nicht nur im Habitus, sondern auch in der Farbe stark von den übrigen Arten ab. Der Rumpf ist braun gefärbt, die Kopffarbe aber ist gelb mit zwei darin eingeschlossenen braunen, kommaartigen Pigmentflecken.

Bei keiner Art ist der Kopf vom Körper abgesetzt. Das vordere Körperende verjüngt sich allmählich und kann im ausgedehnten Zustande sehr dünn enden. Wenn es aber zusammengezogen ist,

wie bei der gezeichneten *C. filiformis*, so endet das vordere Körperende stumpf; die Ringelung der Kopfspitze ist eine Folge der Zusammenziehung und wird von VERRILL (1892) für *C. linearis* beschrieben.

Auch der Hinterkörper endet nicht plötzlich, sondern verjüngt sich allmählich.

Der Mund ist meistens weit von der Kopfspitze entfernt. Er ist rund und nicht groß. Bei *Cephalothrix filiformis* unterscheidet er sich durch große Lippen, welche ziemlich stark hervorragen. McINTOSH (1874, p. 210) beschreibt sie folgenderweise: „The pouting lips would seem to be occasionally used as a kind of sucker, since a jerk occurs on raising the body from this point.“ Bei den andern Arten sind sie nicht so stark entwickelt.

Die Lage des Mundes, soweit nach hinten, ist immer als charakteristisch für die Gattung *Cephalothrix* beschrieben worden. Auf Grund der normalen Lage des Mundes, gleich hinter dem Gehirn, hat man für *C. signata* eine neue Gattung errichten wollen. Seitdem ist aber *C. aliena*¹⁾ beschrieben worden, die dieses Merkmal mit *C. signata* gemein hat. Beide Arten, die untereinander sehr verschieden sind, weichen von den bekannten *Cephalotrichidae* in verschiedenen Punkten ihrer Organisation ab. In dieser Arbeit beschreibe ich eine andere Art, *C. filiformis*, die mit *C. aliena* ganz merkwürdig übereinstimmt. Sie weist aber die für *Cephalothrix* typische Lage des Mundes auf. Es liegt darum meines Erachtens kein Grund vor, auf dieses Merkmal hin eine Trennung der *Cephalothrix*-Arten vorzunehmen. Im systematischen Teil werde ich ausführlicher auf diese Frage zurückkommen.

Anus und Rüsselöffnung sind außerordentlich klein; ich habe sie an den fixierten Objekten nicht mit unbewaffnetem Auge wahrnehmen können.

Augen sind nur bei *C. signata* mit Sicherheit bekannt (s. Kapitel 18: Sinnesorgane).

2. Die Haut.

Die ersten den Bau des Hautepithels betreffenden Angaben besitzen wir in dem Aufsatz KEFERSTEIN'S (1862) sowohl für *C. longissima* wie für *C. ocellata*. Es sind bei letztgenannter Species hauptsächlich die zahlreichen Krystalle, welche KEFERSTEIN zu der

1) PUNNETT, 1901.

folgenden Beschreibung des Epithels Veranlassung geben: „In der äusseren Haut liegen neben den wenig ausgebildeten Schleimdrüsen zahlreiche kleine Krystalle, die bei auffallendem Lichte lebhaft glänzen, die Form von Aragonit haben und bei Zusatz von Essigsäure sich von aussen nach innen auflösen und sich mit einer röthlich schimmernden Luftblase umgeben, sodass man sie für aus kohlensäurem Kalke bestehend ansehen darf.“

Diese Krystalle scheinen bei *C. longissima* zu fehlen; sie sind wenigstens bei dieser Art nicht erwähnt worden, wie überhaupt das Epithel hier unbeachtet bleibt. KEFERSTEIN beschreibt aber eine besondere Stelle an der Kopfspitze, welche er für ein Sinnesorgan hält. Im betreffenden Kapitel werde ich aber dartun, daß das vermeintliche Sinnesorgan der Beschreibung nach einen Teil der Kopfhaut darstellt. Sie lautet folgenderweise: „Die äussere Haut ist vorn am Kopfe sehr verdickt, enthält dort keine der sonst zahlreichen Schleimdrüsen, sondern ist fein quergestreift und sieht aus, als wenn sie aus feinen, nebeneinander stehenden Stäbchen zusammengesetzt wäre.“

Als der Erste hat JOUBIN (1890) die Zusammensetzung des Epithels genauer mitgeteilt. „Dans les régions céphalique et oesophagienne, les glandes à mucus sont extrêmement nombreuses et grandes; mais je n'en ai pas trouvé descendant audessous de la lame hyaline. Elles sont de la hauteur de l'épithélium et unicellulaires. Entre elles, de nombreuses cellules à granules ont la pointe à bas (fig. 21, tab. 26). L'épithélium sur la face dorsale et ventrale est moins haut que sur les côtés du corps (fig. 22, tab. 26), les cils vibratiles sont extrêmement développés dans ces régions latérales. Les cellules de soutien sont relativement peu nombreuses.“ Diese Zeilen stimmen also nicht ganz mit den Angaben KEFERSTEIN'S überein. Ich hebe darum hervor, daß *C. linearis* JOUBIN in der Kopfregion viele große Schleimzellen aufweist. Die Zusammensetzung des Epithels in den andern Körperregionen stimmt aber vollkommen mit der BÜRGER'schen Beschreibung (1895) überein. Diese lautet: „Die Haut von *Cephalothrix* besteht aus einem hohen Epithel und einer sehr dünnen Grundsicht (tab. 22, fig. 42). Im Epithel fehlen die Packetdrüsenzellen, um so reichlicher sind in ihm einzelnstehende, schlank flaschenförmige Drüsenzellen vorhanden.“ p. 210 heißt es aber: „Bei *Cephalothrix* sind allein die becherförmigen Drüsenzellen vorhanden (tab. 11, fig. 16—18, 21, 22; tab. 22, fig. 42). Und ausdrücklich betont BÜRGER an mehreren Stellen das Fehlen

von Paketdrüsenzellen, welche Eigentümlichkeit sie nur mit *Hubrechtia* und den Metanemertinen (in: BRONN, p. 53) gemein hat.

PUNNETT (1901) hat einige Angaben geliefert über das Epithel bei *C. aliena*, welche von den bisher bekannten Tatsachen ein wenig abweichen. Er schreibt: „The epithelium is, for this genus very high (tab. 4, fig. 15), and is marked by two rows of nuclei, one near the base of the epithelium and one about the middle. In the outer portion of the epithelium occur a few rhabdite-like structures which take a bright yellow hue with picric acid.“ Zwei Kernschichten sind aus den Abbildungen BÜRGER's sowie JOUBIN's nicht ersichtlich und werden von PUNNETT zum ersten Male erwähnt. Auch das Vorhandensein von Rhabditenzellen steht in dieser Species vereinzelt da.

Meine eignen Untersuchungen beziehen sich hauptsächlich auf *Cephalothrix rufifrons*. Bei *C. filiformis* war das Epithel nicht so gut erhalten, daß eine genaue Untersuchung möglich war. Es ist aber wohl sicher, daß weder bei *C. linearis* noch bei *C. filiformis* oder *C. rufifrons* Paketdrüsen vorhanden sind. Die Zusammensetzung des Epithels ist in den verschiedenen Körperregionen nicht die gleiche. Ich werde dies erst für *C. rufifrons* beschreiben und nachher für die beiden andern Arten. Das Epithel des Kopfes (Fig. 26) wies nur sehr spärliche Drüsenzellen auf, welche alle ihren Inhalt entleert hatten und flaschenförmig waren. Ihre Identität mit andern Drüsenzellen habe ich also nicht feststellen können. Es scheinen aber die gleichen Drüsenzellen zu sein, welche BÜRGER in der Monographie der neapolitanischen Formen im Epithel seiner *C. linearis* abbildet (tab. 22, fig. 42, *fdz*). Die schmalen Drüsenzellen reichen nicht ganz bis zur Grundsicht hinab, sondern sind zwischen den Fadenzellen eingeklemmt. Man unterscheidet deutlich 2 Kernreihen im ziemlich hohen Epithel, das bei schwacher Vergrößerung ganz den Eindruck eines Cylinderepithels macht. Die basale Kernschicht weist runde Kerne auf, während die andere Schicht durch die länglichen Kerne der Epithelfadenzellen gebildet wird. Die Cilien sind ziemlich lang, etwa $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$ der Höhe des Epithels. Ich habe schon erwähnt, daß neben diesen Epithelfadenzellen nur äußerst spärliche, leere, flaschenförmige Drüsenzellen im Kopfepithel nachgewiesen werden konnten. Alle andern Drüsenzellen fehlen. Hinter dem Gehirn treten sehr einzelne Becherzellen hinzu, welche in den mit Hämalaun und VAN GIESON gefärbten Schnitten gelb, in den mit Pi-

krokarmin-Indigokarmin gefärbten blau sind. Sie sind viel größer als die flaschenförmigen Drüsenzellen und in weit geringerer Anzahl vorhanden. Die flaschenförmigen Drüsenzellen haben sich sehr vermehrt. So bleibt das Epithel bis zum Munde. Erst in der Vorderdarmgegend (Fig. 27) treten Hämatoxylin-Drüsenzellen auf. Diese Zellen sind sehr schmal und erreichen die ganze Höhe des Epithels. Sie nehmen gierig Hämatoxylin auf und treten als breite schwarze Linien in den Präparaten deutlich hervor. Ihre Anzahl nimmt in der hintern Vorderdarmgegend zu. Die flaschenförmigen, leeren Zellen überwiegen aber stets, auch in Hinsicht auf die Becherzellen, welche bei weitem die größten, aber die geringsten an der Zahl sind. 2 Kernreihen sind noch immer vorhanden. Daß die Karmin-drüsenzellen, welche massenhaft in der hintern Rüsselgegend auftreten, mit den obengenannten Hämatoxylin speichernden Drüsen übereinstimmen, wage ich nicht in Abrede zu stellen, glaube es aber nicht. Die Form der Drüsenzellen ist jedenfalls ganz anders geworden; sie haben mehr die Gestalt schmaler Becherzellen angenommen und sind viel zahlreicher. Ziemlich plötzlich hören sie auf und sind auf immer verschwunden. Die Becherzellen haben ihre größte Anzahl erreicht; die Höhe des Epithels ist dieselbe wie in der Vorderdarmgegend; es sind noch immer 2 Kernreihen zu unterscheiden, allerdings nicht so hervortretend wie im vordern Körperabschnitt. In der Gonadengegend bleiben diese Verhältnisse erhalten. Im hintern Körperabschnitt aber, kurz vor dem Anus, hat sich das Epithel sehr geändert (Fig. 28). Es erreicht dort nur die halbe Höhe des Kopfepithels, die Cilien sind auch viel kürzer, und das Epithel besteht nur aus einer Zellenreihe. Die 2 Kernschichten sind also verschwunden; nur eine basale Kernschicht ist vorhanden. Auch die Kernfarbstoffe speichernden Drüsenzellen, die wir mit dem Rhynchocöl haben verschwinden sehen, fehlen. Das Epithel ist also nur zusammengesetzt aus Epithelfadenzellen, welche hier viel kürzer sind und ihre schmalen, fadenförmigen Fortsätze verloren haben, aus den leeren, flaschenförmigen Drüsen, die aber breiter geworden sind, wie alle Elemente des Epithels, und aus den Becherzellen. Gerade letztgenannte Zellen sind in großer Anzahl neben dem Anus vorhanden.

Die von KEFERSTEIN beschriebenen Aragonitkrystalle habe ich nicht wiedergefunden.

C. filiformis stimmt wesentlich mit *C. rufifrons* überein, es fehlen aber im Kopfe jegliche Drüsenzellen, und ich konnte dort nur eine

Kernschicht nachweisen. Das Epithel ist verhältnismäßig niedrig in der Vorderdarmgegend. Verschiedenartige Drüsenzellen sind vorhanden. Ob Hämatoxyлиндrüsen anwesend sind und 2 Kernschichten, wage ich aber nicht zu sagen: die Konservierung war nicht so gut, daß ich feinere histologische Details hätte feststellen können.

Bei *C. linearis* war das Epithel sehr schön erhalten. Diese Species hat auch in der Kopfspitze viele Drüsenzellen im Epithel; die 2 Kernschichten waren in allen mir zur Verfügung stehenden Schnitten, d. h. bis in die vordere Mitteldarmgegend, deutlich zu unterscheiden; die basale Schicht besteht wiederum aus runden Kernen, die andere, welche nur von den Kernen der außerordentlich hohen Epithelfadenzellen gebildet wird, aus ovalen. Das Hautepithel dieser Art ist verhältnismäßig viel höher als bei den andern. Die Drüsenzellen reichen nicht alle bis zur Basalmembran; nur die Hämatoxylin-Drüsenzellen, welche ziemlich zahlreich und hinter dem Gehirn allgemein vorhanden sind, haben die gleiche Höhe wie die Epithelfadenzellen. Ob diese Zellen auch vor dem Gehirn vorkommen, konnte ich an diesem einzigen Individuum nicht entscheiden. Ich halte die fraglichen Stellen für Ausführungsgänge der Kopfdrüsen, weil sie im Epithel nie einen Zelleib aufweisen und dieser an den Hämatoxyлиндrüsen hinter dem Gehirn stets nachweisbar war. Eine andere Drüsenart ist auch in der Kopfspitze vorhanden, nämlich die flaschenförmige Drüsenzelle. Auch bei *C. linearis*, wo sie sehr reichlich vorhanden ist, waren die Zelleiber inhaltsleer. Sie sind nicht so hoch wie die Epithelfadenzellen. Eosin speichernde Drüsenzellen treten im Epithel auf, hinter dem Gehirn, erst in sehr geringer Anzahl, um in der hintern Vorderdarmgegend sehr zahlreich zu werden. In der vordern Mitteldarmgegend aber sind sie nur spärlich vorhanden. Sie haben die Gestalt der Becherzellen und haben nur etwa die halbe Höhe des Epithels.

C. linearis weist also in der Kopfspitze viele Drüsenzellen auf. Die Elemente, welche das Hautepithel zusammenstellen, sind aber die nämlichen, welche wir bei *C. rufifrons* schon aufwiesen und die wahrscheinlich auch bei *C. filiformis* vorhanden sind.

Das gänzliche Fehlen von Paketdrüsenzellen sei nochmals hervorgehoben.

In der Hauptsache stimmen die Resultate meiner Untersuchungen also überein mit denen anderer Forscher. Bei *C. rufifrons* habe ich wenigstens 3 Drüsenzellenarten unterscheiden können, wahrschein-

lich aber 4. Rhabditenzellen, wie PUNNETT (1901) sie für *C. aliena* beschrieb, sind bei den genannten Arten nicht vorhanden. Auch die von KEFERSTEIN beschriebenen Krystalle fehlten.

Die genauere Untersuchung hat uns aber gelehrt, daß *C. aliena* keineswegs im Epithel eine höhere Differenzierung zeigt als die damals bekannten *Cephalothrix*-Arten. Weisen doch ebensowohl *C. rufifrons* wie *linearis* zwei Kernschichten auf, und es ist gar nicht unmöglich, daß sie auch bei *C. filiformis* vorkommen. Das Epithel von *C. aliena* ist gleichfalls nicht höher als bei *C. linearis*. Es ist aber wohl sicher, daß im Epithel dieser Gattung nicht nur Becherzellen vorhanden sind; auch wenn BÜRGER (1895, p. 210), wie die fig. 42 tab. 22 seiner Monographie zeigt, die flaschenförmigen Drüsenzellen als Becherzellen bezeichnet, so sind doch die Hämatoxylinzellen nicht zu diesem Typus zu rechnen. Das Vorhandensein dieser Zellen bei *Cephalothrix* scheint mir doch von sehr großer Wichtigkeit, weil das Fehlen dieser Elemente auf eine Vereinfachung des Epithelbaues durch Reduktion hätte hinweisen können. Es liegt jetzt aber kein Grund vor, die Primitivität des Epithels zu leugnen. Sehen wir also, ob es Protonemertinen gibt, welche diesen Bau vielleicht auch zeigen. BÜRGER hat schon *Hubrechtia* neben *Cephalothrix* genannt, und ich füge hinzu *Carinomella* und *Carinesta orientalis*. Leider fehlt uns eine Abbildung der histologischen Details des Epithels dieser Gattung. PUNNETT (1900) beschreibt es folgenderweise: „The epidermis is not very thick and contains a number of unicellular glands. Composite glands are absent and there are no glands beneath the basement membrane such as occur in the genus *Carinella*.“ Anhäufungen von Drüsenzellen, wie sie z. B. *Callinera* und *Procarinina* aufweisen, fehlen gewiß in dieser Gattung, der ich daher mit *Carinomella*, *Cephalothrix* und *Hubrechtia* ein sehr primitives Epithel zuschreibe. Die Abbildung Coe's für *Carinomella* (1905, tab. 9, fig. 60) sieht ganz merkwürdig denen von *Cephalothrix* ähnlich; die Hämatoxylin-Drüsenzellen haben denselben Bau, die Kerne der Epithelfadenzellen bilden eine Schicht in etwa halber Höhe des Epithels, welches so außerordentlich viele Drüsenzellen enthält; und *Hubrechtia* schließt sich in allen diesen Punkten an *Cephalothrix* und *Carinomella* an.

Bei *Callinera* und *Procarinina*, denen Paketdrüsenzellen noch abgehen, haben sich die Hämatoxyлиндrüsen schon viel stärker vermehrt und bilden die Zelleiber eine getrennte Schicht des Epithels, um dann bei *Carinina* und *Carinella* Pakete zu bilden. Die Hoplo-

nemertinen scheinen den primitiven Zustand aber beibehalten zu haben und den gleichen Bau des Epithels wie *Cephalothrix*, *Hubrechtia*, *Carinomella* und *Carinesta* zu besitzen.

3. Die Basalmembran.

JOUBIN (1890), BÜRGER (1895) und PUNNETT (1901) melden uns das Vorhandensein einer Grundschicht in dieser Gattung, die aber die beiden ersten Forscher als sehr dünn beschreiben.

PUNNETT (1901) dagegen findet bei *C. aliena* „a thick basement membrane, which is more than half the thickness of the epithelium itself“, also ein von den andern Arten dieser Gattung ganz abweichendes Verhältnis dieser Schicht.

Die 3 von mir untersuchten Arten haben eine dünne Grundschicht; bei *C. rufifrons* ist sie gewiß breiter als bei den beiden andern. Fig. 20 zeigt die relative Mächtigkeit der Schichten des Hautmuskelschlauches in der Vorderdarmgegend. Es sind Kernechen in der Basalmembran vorhanden, die immer eine dunkle, gebogene Linie bildet zur Anheftung der Epithelelemente. Nach den beiden Körperenden hin wird die Basalmembran immer schmaler; in der Kopfspitze konnte ich sie stets als eine feine, aber scharfe Linie wahrnehmen; Fig. 28 zeigt aber, daß am Schwanzende, sogar mit Ölimmersion, keine Grundschicht unterschieden werden kann.

Bei *C. linearis* und *filiiformis* ist die Basalmembran auch stets vorhanden, aber nur als mehr oder weniger breite, scharf konturierte Linie, deren Breite von der Kopfspitze bis zum Ende des Vorderdarmes zunimmt, um mehr nach hinten wieder abzunehmen.¹⁾ Vielfach ist sie erst mit stärkern Vergrößerungen wahrnehmbar (Fig. 35, Fig. 50).

Die Breite der Grundschicht bei *C. aliena* wird also von diesen Arten nicht erreicht; nur *C. rufifrons* nähert sich in dieser Hinsicht der PUNNETT'schen Art. Und dennoch fragen wir, ist diese Breite der Basalmembran einigermaßen bedeutend? Gewiß ist die Grundschicht bei *C. rufifrons* noch immer dünn; bei *C. aliena* hat sie eine für diese Gattung große Breite erreicht und ist auch im Vergleich mit andern Gattungen nicht mehr dünn zu nennen. Weisen doch

1) Fig. 21, tab. 26 Arch. Zool. expér. 1890 zeigt, daß JOUBIN's *Cephalothrix linearis* sich in dieser Hinsicht mehr der *C. rufifrons* und *aliena* anschließt.

alle Paläonemertinen, die meisten *Carinella*-Species und *Carinoma* ausgenommen, eine sehr dünne Grundsicht auf, die meistens wie bei *Cephalothrix filiformis* und *C. linearis* nur eine dünne Linie darstellt.

Cephalothrix schließt sich also auch in dieser Hinsicht ganz gut den Paläonemertinen an.

4. Die äußere Ringmuskelschicht.

Wenn man sich der Äußerung BÜRGER's erinnert, daß „die äußere Ringmuskelschicht selten mächtiger als die Grundsicht wird“, so wird man sich nicht wundern, diese Schicht bei *Cephalothrix* als äußerst dünnen Muskelmantel wiederzufinden. Alle Autoren sind darin einig: ob man JOUBIN (1890), M'INTOSH (1873), BÜRGER (1895) oder PUNNETT (1901) liest, alle erwähnen „a very thin band of muscular fibres“, „une très mince couche de fibres musculaires circulaires“ usw. Fig. 21 tab. 26 der JOUBIN'schen Abhandlung zeigt den Ringmuskelmantel, welcher wie bei *C. aliena* PUNNETT nicht die halbe Breite der Grundsicht hat.

Ob die Ringmuskelschicht in allen Körperregionen vorhanden ist, wird nicht ausdrücklich erwähnt. BÜRGER scheint aber nicht dieser Meinung zu sein. Nachdem er nämlich erwähnt hat, daß bei den Protonemertinen sich im Kopfe die Muskelschichten des Hautmuskelschlauches ganz unverändert fortsetzen, sagt er: „Das ist schon anders bei den Mesonemertinen, wo die Ringmuskelschicht in der Kopfspitze fast verschwunden ist und diese sich ganz von Längsmuskelfibrillen angefüllt erweist.“ BERGENDAL (1903) hat aber etwas ganz anderes behauptet. Seine fig. U zeigt in der Gehirngegend eine deutliche äußere Ringmuskelschicht. BERGENDAL sagt außerdem: „Und die Muskelschichten zeigen auch in der vorderen Kopfspitze ganz dieselbe Anordnung wie auf diesem Schnitt. Auf beiden Stellen ist auch die äussere Ringmuskelschicht sehr dünn.“

Diese Abbildung widerspricht also der Ansicht BÜRGER's. Wahrscheinlich hat BÜRGER, als er diese Worte niederschrieb, nur *Carinoma* ins Auge gefaßt: denn meine Präparate schließen sich vollkommen BERGENDAL's Resultaten an.

Die dünnste Ringmuskelschicht weist *Cephalothrix linearis* auf; sie ist bei schwächern Vergrößerungen gar nicht zu unterscheiden und tritt erst bei starken Vergrößerungen deutlich hervor. Ihre Breite überschreitet die der Grundsicht nicht, sondern ist meistens geringer; bis in die Kopfspitze ist diese Schicht vorhanden. Bei

C. filiformis ist sie ebenfalls sehr dünn: in den schematischen Querschnitten, welche alle mit schwächern Vergrößerungen gezeichnet sind, ist die äußere Ringmuskelschicht mit der Basalmembran zusammen angegeben worden. Fig. 35, 50 und 60 zeigen aber das wahre Verhältnis der Muskelschichten zur Basalmembran und zu einander. Die äußere Ringmuskelschicht weist in der Vorderdarmgegend etwa dieselbe Breite der Grundsicht auf; zusammen haben sie ein Viertel der Höhe des Epithels, das bei *C. filiformis* sehr niedrig ist.

Bei *C. rufifrons* wechselt die Breite der Ringmuskelschicht. Vor der Gehirnregion (Fig. 14) tritt sie sehr deutlich hervor und hat etwa die doppelte Breite der Basalmembran. In der Vorderdarmgegend sind beide Körperschichten von gleicher Dicke (Fig. 20); ein Vergleich der Figg. 6 und 14 lehrt aber, daß im Schwanzende die Breite der Ringmuskelschicht sehr vermindert ist.

Diagonale Muskelfibern fehlen in der Gattung *Cephalothrix*.

Meine Resultate stimmen also überein mit denen anderer Forscher. Eine äußerst dünne äußere Ringmuskelschicht ist in der Gattung *Cephalothrix* vorhanden; sie ist nicht ein Merkmal, das den Mesonemertinen eigen ist; weicht doch *Carinoma* durch ihren viel breitem Ringmuskelmantel von *Cephalothrix* ab. Eher weist die geringe Breite auf eine Verwandtschaft mit den Protonemertinen hin, die im allgemeinen einen schmalen äußern Ringmuskelmantel haben. So dünn wie bei *Cephalothrix* ist diese Schicht auch bei *Carinesta*, *Procarinina*, *Callinera*, *Carinomella* und *Hübrectia*, während *Carinina* und *Carinella* eine breitere, aber doch noch ziemlich dünne Ringmuskelschicht aufweisen.

Es bietet also auch der äußere Ringmuskelmantel keinen Grund dar, die Gattung *Cephalothrix* eine so gesonderte Stellung im Stamme der Nemertinen einnehmen zu lassen, wie die BÜNGER'sche Systematik sie ihr anweist.

5. Die innere Längsmuskelschicht.

Die Lage des Nervengewebes in dieser Muskelschicht hat eine eigentümliche Anordnung der Längsmuskelfasern zur Folge, welche schon vielfach in der Literatur Erwähnung gefunden hat. Wir finden sie zum ersten Male ausführlich besprochen von MCINTOSH (1872—1873): „Beneath is a very powerful longitudinal muscular coat, the ends of the fibres having the usual fasciculated appearance,

the inner being somewhat coarser than the outer. At each side a distinct increase occurs at the region of the nerve, where the layer is separated into two portions by a septum of fibres from the circular coat, the nerve lying in the line of demarcation. This arrangement is quite characteristic, and the position of the nerve-trunk probably points to the compound nature of the great longitudinal layer, viz., as analogous to the two longitudinal layers in *Lineus*, the circular muscular fibres cutting off only the lateral portions, instead of dividing it completely.“ Ein solches Verhalten der äußern Ringmuskelschicht habe ich aber nicht gefunden. Diese Tatsache allein widerspricht schon der von M'INTOSH geäußerten Meinung, daß die innere Längsmuskelschicht bei *Cephalothrix* auch Fasern der äußern Längsmuskelschicht aufweisen sollte.

HUBRECHT (1879) wies ebenfalls auf die Trennung der Muskelfasern in zwei Bündel hin. Er beschreibt sie aber ganz anders: „Lateral nerves placed between the longitudinal muscular coat and an isolated inner band of fibres“, lesen wir in der Diagnose der Familie *Cephalotricidae*. HUBRECHT meint also, daß die Muskelfasern zwischen der äußern Ringmuskelschicht und den Seitennerven eine kontinuierliche Schicht bilden mit denen der innern Längsmuskelschicht, daß aber jederseits medianwärts vor den Seitenstämmen ein getrenntes Längsmuskelbündel vorhanden ist. Diese Ansicht steht in geradem Gegensatz zur Beschreibung von M'INTOSH und wird durch die Abbildung, welche M'INTOSH von seiner *C. linearis* gibt, nicht unterstützt.

JOUBIN (1890) beschreibt den Verlauf der Muskelfasern am ausführlichsten. Ich werde später, in Anschluß an meine eigenen Untersuchungen, die JOUBIN'sche Darstellung ausführlich besprechen. Hier hebe ich nur Folgendes hervor, daß die Längsmuskelschicht bei *C. linearis* JOUBIN zusammengesetzt ist aus zwei überall getrennten Schichten, also nicht nur vor den Seitenstämmen, sondern auch an der dorsalen und ventralen Seite des Individuums. Zwischen diesen Schichten ist eine Ringfaserschicht vorhanden. Außerdem bemerkt JOUBIN aber: „La couche longitudinale est bien développée, mais inégalement; cependant elle n'atteint jamais l'épaisseur énorme qu'indique M'INTOSH dans sa figure 2 tab. 21.“

Diese drei strittigen Meinungen werden bei BÜRGER nicht berücksichtigt. Dieser Autor beschränkt sich auf die Bemerkung, daß bei *Cephalothrix* eine sehr mächtige Längsmuskelschicht vorhanden ist, deren Breite in der Vorderdarmgegend von *C. linearis* sich zur

äußern Ringmuskelschicht verhält wie 14:1. Die Abbildungen, welche BÜRGER in seiner Monographie von den verschiedenen *Cephalothrix*-Arten gibt, beziehen sich nicht auf die Vorderdarmgegend dieser Art. Eine so abnorme Entwicklung, wie die genannten Zahlen es vermuten lassen, ist aber aus ihnen nicht ersichtlich.

Ein Vergleich meiner Abbildungen sowohl von *C. linearis* wie von *C. filiformis* und *rufifrons* lehrt sofort, daß sie keine Bestätigung der abnormen Breite dieser Längsmuskelschicht bei den *Cephalothrichidae* bringen können. Die Längsmuskelschicht ist keineswegs so sehr entwickelt, wie es BÜRGER beschreibt: Fig. 3, die mit fig. 2, tab. 21 M'INTOSH (1872—1873) übereinstimmt, weist auch eine viel schwächere Längsmuskelschicht auf. Den verhältnismäßig mächtigsten Längsmuskelmantel finde ich noch bei *C. rufifrons*.

Ein Vergleich der Figg. 15, 16, 19, 5, 3 und 4 lehrt weiter, daß die Breite der Längsmuskelschicht in den verschiedenen Körperregionen stark wechselt. Inwieweit dies eine Folge verschiedener Kontraktion ist, weiß ich nicht. Daß auf diesen Faktor aber die verschiedenen Angaben über die Breite dieser Schicht zurückgeführt werden können, scheint mir nicht unmöglich.

Jetzt werden wir sehen, ob die Lage des Nervengewebes in der Längsmuskelschicht diese Schicht beeinflußt hat und ob eine Spaltung in zwei getrennte Schichten auch bei diesen *C.*-Arten nachgewiesen werden kann. Ich werde daher die Lage der Längsmuskelfasern in den verschiedenen Körperregionen beschreiben, wie sie sich vorfinden und zusammenhängen, von der Kopfspitze bis zur Mitteldarmregion bei *C. filiformis*. Diese Beschreibung könnte sich ebensogut auf *C. rufifrons* und *linearis* beziehen, denn beide Species verhalten sich in dieser Hinsicht ganz genau wie *C. filiformis*.

In der äußersten Kopfspitze, wo die Nervelemente noch fehlen, wird die Blutgefäßcommissur unmittelbar allseitig von der Längsmuskulatur begrenzt. Wenn, wie Fig. 14 für *C. rufifrons* zeigt, Nervelemente und Kopfdrüsenzellen hervortreten, so scheiden diese die Längsmuskulatur in zwei Schichten, eine der Ringmuskelschicht der Haut unmittelbar anliegende und eine aus einzelnen Fasern bestehende Schicht, die innerhalb des Nervengewebes zwischen diesen und den Blutgefäßen sich befindet. Diese beiden Schichten hängen also in der vordersten Kopfspitze zusammen. Die Trennung der Längsmuskelfasern tritt am deutlichsten hervor in der Gehirn-gegend (Fig. 15), wo zwei durch das Gehirn vollkommen getrennte

Schichten vorhanden sind. Wenn aber die Gehirncommissuren verschwinden, so verflechten sich die Fasern der beiden Längsmuskelschichten erst dorsal und ventral und später auch mehr und mehr lateralwärts. Es hat also keineswegs ein Verschwinden der dorsalen und ventralen Partien weder der äußern noch der innern Schicht stattgefunden, sondern beide Schichten verschmelzen miteinander in demselben Maße, wie das Nervengewebe abnimmt. Die in Fig. 16 außerhalb der Nervenstämmen gelegenen Längsmuskelfasern sind also nicht homolog mit allen außerhalb der Gehirncommissuren befindlichen, sondern nur mit den lateralen Teilen derselben. Die übrigen Fasern findet man in den gleichen Stellen der Querschnitte wieder. Die Fasern, welche sich stets zwischen Nervengewebe und Blutgefäßen befunden haben, sind auch jetzt noch an der gleichen Stelle vorhanden, und alle diese Fasern gehören zu einer Längsmuskelschicht und zwar zur innern. Die Lamellen jedoch, an denen die Seitenstämmen aufgehängt worden sind, weisen keine Muskelfasern auf (Fig. 50); es sind Bindegewebslamellen, welche in ihrer Stellung stark wechseln können und zu zweien oder dreien vorhanden sind. Alle diese Tatsachen machen es wohl sehr unwahrscheinlich, daß die von Nervengewebe und äußerer Ringmuskelschicht begrenzte Partie der Längsmuskelfasern nicht einen Teil der innern Längsmuskelschicht darstelle. Auch von den Ringfasern, welche bei der JOUBIN'schen Art die Trennung hervorrufen, ist bei keiner der untersuchten Arten eine Spur zu finden. JOUBIN beschreibt außerdem, wie ein Teil dieser Fasern die Nerven umgibt und nach außen hin noch eine Schicht von Längsmuskelfasern die Nervenfasern umschließt. Fig. 50 zeigt, daß auch diese Eigentümlichkeiten bei *C. filiformis* fehlen, und *C. rufifrons* und *linearis* schließen sich ganz genau *C. filiformis* an. *C. linearis* JOUBIN weicht denn auch von den andern *Cephalothrix*-Arten erheblich ab, sowohl in Betreff der Anordnung ihrer Muskelschichten wie im Vorhandensein von Cerebralorganen und eines dorsalen Blutgefäßes (l. c., tab. 26, fig. 22). Sehr wahrscheinlich gehört sie gar nicht zu der Gattung *Cephalothrix* und sollte eine eigne Gattung für sie errichtet werden. Die Beschreibung und die erwähnte Abbildung weisen eher darauf hin, daß diese merkwürdige Form vier Muskelschichten zeigt, zwei Ring- und zwei Längsmuskelschichten. Die Fasern der Ringmuskelschichten bilden ein dorsales Muskelkreuz. Die Nervenstämmen sind bis auf die innere Ringmuskelschicht in das Muskelgewebe hineingesunken. Daß nach innen von der innern Ringmuskelschicht noch Längsmuskelfasern vor-

handen sind, ist nicht so besonders ungewöhnlich. Wäre diese Auffassung richtig, so hätte man in dieser Gattung, die nur *C. linearis* JOUBIN enthält, den unumstößlichen Beweis, daß die innere Ringmuskelschicht eine Schicht des Hautmuskelschlauchs bildet. Es bedarf daher wohl noch einer genauern Untersuchung, um feststellen zu können, ob zwischen den Längsmuskelschichten dieser Art Ringfasern wirklich vorhanden sind.

Die Gattung *Cephalothrix* aber zeigt ganz andere Verhältnisse. Ihre einzige Längsmuskelschicht weist nichts Eigentümliches auf. Sie bildet eine einheitliche Schicht, in der das Nervengewebe an Bindegewebslamellen aufgehängt ist, gerade wie dies bei *Carinoma* in den hintern Körperregionen der Fall ist. Die Übereinstimmung, welche also zwischen diesen beiden Gattungen scheinbar in der Anordnung der Muskelfasern herrscht, muß zurückgeführt werden auf die Lage des Nervensystems: die innere Längsmuskelschicht weicht gar nicht von den Verhältnissen der gleichnamigen Schicht aller andern Protonemertinen ab.

6. Die innere Ringmuskelschicht.

OUDEMANS hat 1885 schon das Vorhandensein einer innern Ringmuskelschicht bei seiner *Cephalothrix linearis* erwähnt. Diese kurze Mitteilung hat in der Literatur aber keine Bestätigung gefunden, vielleicht weil sie in dem OUDEMANS'schen Artikel versteckt ist an einer Stelle, wo man sie gar nicht suchen würde. Er schreibt p. 10 (in: Quart. Journ. microsc. Sc., 1885) über *Valencinia lineiformis*: „Of a third layer in the head (this is absent in *Cephalothrix*) and of a fourth layer in the oesophageal region, nothing is mentioned (this I have found in *Cephalothrix*).“

JOUBIN (1890) verweist gar nicht auf diese Stelle und tut der innern Ringmuskelschicht im ganzen Abschnitt über *Cephalothrix* keine Erwähnung. BÜRGER (1891) dagegen betont ausdrücklich das Fehlen dieser Schicht, sowohl bei *C. signata* als bei den andern *C.*-Arten.

Dann kam plötzlich PUNNETT mit seiner *C. aliena*, wovon er schreibt: „Beneath this layer¹⁾ again there is in the oesophageal region an inner very delicate layer of circular muscles (tab. 4, fig. 16), which is well marked on the ventral surface of the oesophagus, and which is continued laterally to enclose the two lateral

1) Innere Längsmuskelschicht.

bloodvessels. On the dorsal surface of these the fibres end.“ Am Ende der Beschreibung meint er aber: „In the presence of an inner circular muscle layer *C. aliena* resembles *C. signata* and differs from the other species of *Cephalothrix*.“ Gegen diesen Satz, der in der einzigen Beschreibung von *C. signata* in der BÜRGER'schen Monographie keine Bestätigung findet, hat BERGENDAL seine Stimme erhoben. Er will aber auch die Ringmuskelnatur dieser Fasern nicht zugeben und fährt folgenderweise fort (1903, p. 63): „Seitdem BÜRGER in der Diagnose von *Cephalothrix* schrieb: 'Die innere Ringmuskelschicht ist nicht vorhanden', hat PUNNETT bei *C. aliena* Muskelfasern gefunden, welche er mit der ventralen Hälfte einer inneren Ringmuskelschicht identifiziert.“ In der hierzu gehörigen Fußnote heißt es dann: „Diese Muskulatur steht allerdings der bei Hetero- und Hoplonemertinen vorkommenden dorsoventralen Muskulatur näher als einer Ringmuskelschicht. Eigentlich sollte wohl deshalb auch diese Differenz noch jetzt hervorgehoben werden.“ Es folgt dann die Berichtigung der Verhältnisse bei *C. signata*.

Die Auseinandersetzung geht aber weiter: „Ich werde indessen hier daran erinnern, dass schon OUDEMANS behauptete (p. 10) eine solche Schicht bei *C. linearis* gefunden zu haben. Auf meiner Schnittserie von der Art, welche ich so bestimmt habe, kann ich allerdings keine inneren Ringmuskelfasern sehen.“

Hier wird also den Angaben von OUDEMANS widersprochen. BÜRGER hat aber in der Bearbeitung der Nemertinen in BRONN's Klassen und Ordnungen das Fehlen innerer Ringfasern nicht mehr geleugnet und sagt daher in der Gattungsdiagnose: „Innere Ringmuskelschicht fehlend oder sehr schwach entwickelt.“

Die Untersuchung hat mich gelehrt, daß bei *C. linearis* und bei *C. rufifrons* keine innern Ringmuskelfasern entwickelt sind. Bei *C. filiformis* dagegen ist dies wohl der Fall.

Die innere Ringmuskelschicht tritt in der hintern Mundregion auf und umfaßt dort die Mundränder und die Blutgefäße seitlich an der Stelle, wo diese gerade hinunterzubiegen anfangen. Die Fasern sind nur an der lateralen Seite der Blutgefäße vorhanden und lösen sich dorsal auf in dem Parenchym, das zwischen den Mundhörnern und dem Rhynchocölon vorhanden ist. Wenn die Seitengefäße seitlich am Darne entlang gefunden werden, so scheinen sie eingeschlossen in eine Ringmuskelschicht, welche ventral und seitlich den Darm umgibt (Fig. 3 u. 7). Dies ist aber nicht der Fall.

Wir unterscheiden eine Ringmuskelschicht, welche zur Darmmuskulatur gehört, und die innere Ringmuskelschicht, die einen Teil des Hautmuskelschlauchs darstellt. Zwischen diesen beiden Ringmuskelschichten befinden sich die Blutgefäße (Fig. 7, 3 u. 11). Ventralwärts aber sind beide Muskelschichten miteinander verwachsen (Fig. 50), dorsalwärts nie (Fig. 11). Stets kann man hier zwischen beiden Längsmuskelfasern aufweisen, welche mit der Längsmuskelplatte im Zusammenhang stehen. Die Darmmuskulatur kann man als eine dünne Schicht dorsal um den Darm herum verfolgen. Die innere Ringmuskelschicht dagegen hört mit den dorsalen Darmhörnern auf und sendet dort immer einzelne Fasern ins Körperparenchym, welche aber nie mit denen der Rhynchocölommuskulatur zusammentreffen (Fig. 36). Beide Schichten, die Darmringmuskelschicht und die innere Ringmuskelschicht, erstrecken sich bis in die vordere Mitteldarmregion. Die innere Ringmuskelschicht hört aber eher auf als die Darmmuskulatur. Sie ist stets daran zu erkennen, daß sie sich an der Außenseite der Blutgefäße befindet.

Typisch für die innere Ringmuskelschicht bei *Cephalothrix* ist, daß sie nicht nur stets die Blutgefäße umfaßt, sondern auch die Gonaden, welche bei *C. filiformis* schon in der Vorderdarmregion auftreten. Am schönsten kann man die Lage der Gonaden innerhalb der innern Ringmuskelschicht sehen in den ersten Schnitten, in denen die Gonaden auftreten; weiterhin sind die vereinzelter Fasern nur ventral von den Gonaden, außerhalb dieser und der Blutgefäße auf eine kurze Strecke sichtbar. Im Anfange der Enteronregion verschwindet die innere Ringmuskelschicht aber ganz.

Ich komme also mit BERGENDAL zum Schlusse, daß die innere Ringmuskelschicht bei *C. linearis* fehlt, und stimme auch BÜRGER bei, wenn er dies für *C. rufifrons* angibt. Leider konnte ich mich von der Abwesenheit dieser Schicht bei *C. signata* nicht überzeugen, weil die HUBRECHT'schen Präparate so sehr entfärbt waren, daß sie nicht mehr mit Sicherheit einen Schluß gestatteten.

Die innere Ringmuskelschicht von *C. filiformis* weist gerade die gleichen Eigentümlichkeiten auf wie die von *C. aliena*. Die Fasern erstrecken sich bei *C. filiformis* weiter dorsalwärts als bei *C. aliena*. Ein Zusammenhang mit der Muskulatur des Rhynchocöloms oder mit den Fasern der andern Seite fehlt aber auch hier absolut. Es ist gerade diese Eigentümlichkeit, die BERGENDAL die Natur dieser Fasern als Ringmuskulatur in Zweifel zu ziehen ver-

anlaßt (1903, p. 63). Ich meine aber, daß die von ihm ausgesprochene Ansicht, „diese Muskulatur stehe der bei Hetero- und Hoplonemertinen vorkommenden dorsoventralen Muskulatur näher als einer Ringmuskulatur“, den Streit nur auf Worte zurückführt. Ist doch wohl die dorsoventrale Muskulatur aus der innern Ringmuskelschicht hervorgegangen. BÜRGER hat dies ausführlich dargestellt, und in dem Artikel über *Zygeupolia littoralis* bringt Miss THOMPSON die Bestätigung dieser Ansicht. Es wäre also für BERGENDAL nur Geschmackssache, ob man in diesem Falle die Muskulatur innere Ringmuskelschicht oder dorsoventrale Muskulatur nennen wollte. Ich bin aber gar nicht der Ansicht BERGENDAL's, und glaube, daß die innere Ringmuskelschicht von *Cephalothrix* mit einer dorsoventralen Muskulatur nichts zu schaffen hat. Die dorsoventralen Muskelzüge hängen immer mit der äußern Ringmuskelschicht zusammen; und man bedarf außerdem der Muskelkreuze, um den Zusammenhang zwischen innerer Ringmuskelschicht und dorsoventraler Muskulatur zu zeigen. Diese fehlen bei *C. filiformis* wie bei *C. aliena*, und es liegt kein Grund vor, anzunehmen, daß sie verschwunden sind. Im Gegenteil spricht der regelmäßige Verlauf der Fasern an der ventralen Seite des Darmes dafür, daß Muskelkreuze an dieser Stelle nie existiert haben. Die innere Ringmuskulatur erweist sich dagegen noch ganz als eine dem Hautmuskelschlauch zugehörige Schicht. Sie liegt überall eng an der innern Längsmuskelschicht. Nur an den Stellen, wo die Nephridien aus ihr heraustreten, ist ein wenig Parenchym angehäuft. Außerhalb dieser Ringmuskulatur findet man nirgends Anhäufungen des Bindegewebes. Die Blutgefäße und auch die Gonaden werden von der Ringmuskulatur umgeben: Fakta, welche nicht nur für die Ringnatur dieser Muskelfasern zeugen, sondern auch für die Natur dieser Schicht als eines Teils des Hautmuskelschlauchs. BERGENDAL hat schon öfters darauf hingewiesen, daß die von BÜRGER gegebene Darstellung der Entstehung dieser Ringmuskelschicht nicht richtig ist. Ebensogut jedoch, wie die Lage der Ringfasern an den lateralen Seiten des Körpers verschiedener Formen für eine Entstehung dieser Schicht im Körperparenchym spricht, so zeugt ihre Lage an den dorsalen und ventralen Wänden für ihre Zugehörigkeit zum Hautmuskelschlauch. Auch die große Ausdehnung dieser Schicht, sowohl bei *Carinomella* wie bei *Carinella groenlandica*, wo sie bis zum Schwanzende nachgewiesen worden ist, spricht sehr für ihre Natur als Hautmuskulatur, in erster Linie aber die Lage der Ringmuskulatur.

schicht bei jenen primitiven Formen, wo sie direkt der innern Längsfaserschicht anliegt. Bei *Carinina*, *Procarinina*, *Carinesta orientalis*, *Callinera* und *Cephalothrix*, lauter äußerst primitiven Formen, ist die Zugehörigkeit dieser Schicht zum Hautmuskelschlauch nicht zu leugnen. In allen diesen Formen umschließt sie außerdem auf eine große Strecke, stets in der vordern Vorderdarmgegend, die Blutgefäße, bei *Cephalothrix* sogar die Gonaden. Eben diese Tatsache läßt wohl keinen Zweifel, daß die innere Längsmuskelschicht zur Körperwand gehört. Alle Organe bei *C. filiformis* sind von der innern Ringmuskelschicht umschlossen. Nur der Knäuel der Nephridien liegt im Hautmuskelschlauch. In dieser Hinsicht und auch in der Fortsetzung dieser Schicht in die Mitteldarmregion zeigt *C. filiformis* noch ein sehr primitives Merkmal. Ebenso ist dies der Fall im gleichförmigen Bau der Ringmuskelschicht. Es ist an keiner Stelle eine Anschwellung der Ringfaserschicht bemerkbar; sie setzt sich von ihrem Anfang in der Mundregion bis zum Ende in der Enterongegend fort als eine gleichmäßig dünne Schicht, von etwa derselben Dicke wie äußere Ringmuskelschicht und Basalmembran zusammen. Sie gleicht in dieser Hinsicht *Procarinina* und *Callinera* sowie *Carinella annulata*.

Für die vergleichende Anatomie der innern Ringmuskelschicht sind die Ergebnisse bei *Cephalothrix* also sehr interessant. In vieler Hinsicht hat sie primitive, geradezu äußerst primitive Merkmale bewahrt; das Fehlen des dorsalen Abschnitts ist aber gar nicht primitiv und kommt bei keiner Nemertine vor.

Die innere Ringmuskelschicht dieser Gattung weist nicht auf eine nähere Verwandtschaft mit *Carinoma* hin. Am meisten erinnert sie noch an *Procarinina* und *Callinera*; diese beiden Gattungen jedoch weisen einen in ihrer ganzen Ausdehnung gleichmäßig entwickelten, aber dünnen innern Ringmuskelmantel auf, der die Blutgefäße aber eine weite Strecke, bei *Procarinina* ganz, umschließt. Sehr merkwürdig ist in dieser Hinsicht *Carinesta*. An der Schnittserie dieser Art, die mir durch das freundliche Entgegenkommen der Herren Professoren PUNNETT und HUBRECHT zur Besichtigung vorgelegen hat, konnte ich mich überzeugen, daß die innere Ringmuskelschicht nicht, wie die fig. 6, tab. 57 der PUNNETT'schen Beschreibung (1900) angibt, um die Darmwand herum und innerhalb der Darmlängsmuskelschicht sich fortsetzt, sondern als eine aus nur wenigen Ringfasern bestehende Schicht außerhalb der Darmlängsmuskelschicht vorhanden ist (Fig. 59, 62, 63). Hier haben wir also den ganz andern

Fall vor uns, daß nicht die dorsale Hälfte der innern Ringmuskelschicht zu verschwinden anfängt, sondern gerade umgekehrt die ventrale (Fig. 62).

7. Die Längsmuskelplatte.

Bis vor kurzem war man allgemein der Meinung, daß der Gattung *Cephalothrix* s. str. eine Längsmuskelplatte zwischen Rhynchocölon und Darm abgehe. BÜRGER (1895) wenigstens scheint an dieser Stelle bei *C. linearis*, *C. rufifrons* und *bipunctata* keine Längsmuskelfasern entdeckt zu haben. Mir ist in seinen beiden Werken nichts begegnet, was sich auf eine solche Schicht beziehen könnte.

Bei *C. signata* dagegen wird öfters ausdrücklich auf das Vorhandensein einer Längsmuskelplatte hingewiesen, welche die Gefäße seitlich begrenzen. Es heißt auch: „Für *C. signata* ist es charakteristisch, dass sich die Muskulatur der Längsmuskelplatte seitlich und dorsal um das Rhynchocölon fortsetzt und somit die muskulöse Wandung derselben noch von einem besonderen Längsmuskelmantel umgeben wird.“

BERGENDAL ist ebenfalls der Ansicht, daß die Gattung *Cephalothrix* s. str. einer Längsmuskelplatte entbehrt; er schreibt (1900, p. 735): „Muskulaturen ¹⁾ är i hufvudsak helt öfverensstämmande med *Carinellas* men afviker starkt från *Cephalothrix*’. Denna likhet i muskulaturens anordning sträcker sig ända in i ganska små detaljer, såsom inre ringmuskulaturens upphörande och befintligheten såväl af diagonalmuskler som af en längsmuskelskifva mellan tarm och rhynchocoelom.“ ²⁾ Man muß also aus diesem Satze auf die Abwesenheit einer Längsmuskelplatte bei *Cephalothrix* schließen.

C. aliena besitzt aber eine Längsmuskelplatte; die fig. 16 des betreffenden Artikels von PUNNETT (1901) zeigt uns die Längsmuskelfasern, welche sich der dorsalen Darmwand anschmiegen. Die Beschreibung lautet folgendermaßen: „Between the proboscis sheath

1) Von *Carinoma*.

2) Die Muskulatur stimmt größtenteils überein mit derjenigen von *Carinella*, weicht aber sehr ab von *Cephalothrix*. Diese Übereinstimmung der Anordnung der Muskulatur ist bis in ganz kleine Details zu verfolgen, wie das Aufhören der innern Ringmuskulatur und das Vorhandensein sowohl von Diagonalmuskeln wie einer Längsmuskelplatte zwischen Darm und Rhynchocölon.

and the alimentary canal there is a delicate layer of longitudinal muscles both in the oesophageal and the intestinal regions."

Weitere Angaben fehlen, und ich war darum sehr erstaunt, als meine Präparate das Vorhandensein einer deutlichen Längsmuskelplatte bei *C. linearis* und *C. rufifrons* zeigten. Die Schicht erstreckt sich bis in die Enterongegend hinein und war bei *C. rufifrons* bis zum Ende des Rhynchocöloms zu verfolgen. Am dünnsten ist sie bei *C. linearis* (Fig. 21); ziemlich spärliche Muskelfasern finden sich bei dieser Art in der Bindegewebslamelle, die Rhynchocölom und Darm trennt. Es unterliegt aber keinem Zweifel, daß hier eine dünne Längsmuskelplatte zwischen diesen beiden Organen gespannt ist. Die Fasern liegen der Rhynchocölomwand näher als der Darmwand.

Bei *C. rufifrons* ist die Längsmuskelplatte stärker und füllt den ganzen Raum zwischen Darm und Rhynchocölom aus. Bei *C. linearis* hört die Schicht auf, wo Rhynchocölom- und Darmwand zu divergieren anfangen. Ganz anders bei *C. rufifrons*: hier folgen die Fasern der obern Darmwand und sind noch über den Darmhörnern nachweisbar. Es schmiegt sich also die Längsmuskelplatte bei *C. rufifrons* nicht an die Rhynchocölomwand, sondern an die Darmwand an (Fig. 18). Bei *C. filiformis* finden wir diese Eigentümlichkeit wieder. Fig. 3 u. 4 zeigen in der Vorderdarm- resp. in der Enteronregion eine stark entwickelte Längsmuskelplatte, welche sich an die dorsale Darmwand anschmiegt. In beiden Figuren sieht man, wie die Platte der Darmwand folgt und auch an den lateralen Seiten der Darmhörner vorhanden ist. Fig. 11 u. 36 zeigen dieses Verhältnis in der Vorderdarmregion bei stärkerer Vergrößerung; es finden sich immer einzelne Längsmuskelfasern zwischen den beiden Ringmuskelschichten, und so kann man eine ununterbrochene Schicht von Längsmuskelfasern nachweisen, welche die Längsmuskelplatte mit den Fasern der medialen Blutgefäßwand (Fig. 7 u. 11) vereinigen. Innere Ringmuskelschicht und Darmringmuskulatur sind also oberhalb der Blutgefäße stets getrennt vorhanden. Unter den Gefäßen ist dies nicht der Fall; ich habe trotz genauester Untersuchung nie Längsmuskelfasern in der Ringmuskelschicht nachweisen können, die ventral und ventrolateral den Vorderdarm umgibt (Fig. 50). Auch in der Gonadengegend dehnt sich die Längsmuskelplatte nur bis zur Seite der Blutgefäße aus (Fig. 4); an in günstiger Richtung angefertigten Schnitten war eine nicht unterbrochene

Schicht auch zwischen Gonaden und Darmwand stets nachzuweisen.

Bei *C. filiformis* sowie bei *C. rufifrons* entsteht die Muskelplatte aus der innern Längsmuskelschicht. Eine Kombination der Figg. 19, 5 u. 3 kann uns dies zeigen. Fig. 19 ist die Abbildung eines Querschnittes gerade vor dem Munde. Dort ist zwischen der Rhynchocölonwand und dem Hautepithel, das in das Mundepithel übergeht, keine andere Längsmuskulatur vorhanden als die innere Längsmuskelschicht. Fig. 5, 15 Schnitte weiter, zeigt uns dieselbe Längsmuskelschicht, welche hier noch in der Umwandlung begriffen ist. Die dorsale Mundwand zeigt schon einzelne normale Längsmuskelfasern; neben den Darmhörnern ist die Umwandlung, wie sie in Fig. 3 zustande gekommen ist, aber noch nicht vollendet.

Die Entstehung der Längsmuskelplatte aus einer dem Rhynchodäum zugehörigen Muskelschicht, wie sie von BERGENDAL bei *Callinera* beschrieben worden ist, kann ich hier also nicht bestätigen. Erstens fehlt die Längsmuskulatur um das Rhynchodäum, zweitens ist bei *C. rufifrons* und *filiformis* zwischen dem Rhynchodäum und dem Munde eine ausgedehnte Körperregion neu hinzugekommen, welche Tatsache natürlich große Veränderungen hätte zustande bringen können. Der Unterschied zwischen *Callinera* und *Cephalothrix* ist aber nur scheinbar so groß. Die Längsmuskelfasern, die bei ersterer Gattung das Rhynchodäum umgeben, sind doch eigentlich nur ein Teil der innern Längsmuskelschicht, die bei *Callinera* die ganze Kopfspitze noch ausfüllt. Bei den von mir untersuchten *Cephalothrix*-Arten ist die Längsmuskelschicht vor dem Munde zentral nicht mehr entwickelt; folglich kann die zentralgelegene Längsmuskelplatte auch nicht aus zentralen Fasern ihren Ursprung nehmen und entsteht sie also aus den peripheren Fasern der Längsmuskelschicht. Jedenfalls hängt in beiden Gattungen die Längsmuskelplatte mit der innern Längsmuskelschicht zusammen.

C. bipunctata und *C. signata* scheinen sich aber vollkommen *Callinera* anzuschließen. Fig. 11, tab. 11 der BÜRGER'schen Monographie zeigt, wie bei *C. signata* das Rhynchodäum in der Gehirngegend von der Längsmuskelschicht umhüllt wird. Fig. 12 u. 13 und fig. 16 u. 17, l. c. zeigen dasselbe für das Rhynchocölon bei *C. signata* resp. *bipunctata*. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die Längsmuskelplatte und die mit ihr zusammenhängende äußere Längsmuskelschicht bei *C. signata* aus der innern Längs-

muskelschicht, und zwar aus ihren zentralen Fasern, ihren Ursprung genommen haben. Bei *C. bipunctata* hat BÜRGER keine Längsmuskelplatte gefunden. Ich meine aber in der fig. 23, tab. 11, l. c., an der linken Seite zwischen Rhynchocöloin und Darm eine Andeutung zu finden, daß Längsfasern auch bei dieser Species zwischen beiden genannten Organsystemen nicht fehlen; auch fig. 18 weist in dieser Richtung.

C. bipunctata wäre überdies die einzige Species dieser Gattung, der eine Längsmuskelplatte abginge. Denn *C. filiformis*, *aliena*, *signata*, *rufifrons* und *linearis* weisen alle Längsmuskelfasern zwischen Rhynchocöloin- und Darmwand auf. Die Species zeigen aber untereinander ein sehr verschiedenes Verhalten.

Erstens kennen wir diese Längsmuskelfasern als Rhynchocöloinmuskulatur; so finden wir sie bei *C. signata*. Andererseits ist die Längsmuskelplatte eine ausgesprochene Darmmuskelschicht wie bei *C. filiformis*. Bei *C. rufifrons*, *linearis* und *aliena* ist in dieser Hinsicht nichts mit Bestimmtheit zu sagen.

Bei den Paläonemertinen ist überhaupt die Entwicklung der Längsmuskulatur innerhalb der innern Ringmuskelschicht sehr verschieden. Längsmuskelfasern sind stets vorhanden; nur *Hubrechtia* (und vielleicht *Hubrechtella*?) scheinen ihrer zu entbehren. *Carinina*, der sie nach den Abbildungen BÜRGER's abgehen soll, hat eine wenig, aber doch deutlich entwickelte Längsmuskelplatte. Für alle andern Gattungen ist die Anwesenheit dieser Muskelschicht schon festgestellt worden. Sie ist bei *Carinoma* wie bei *Carinina* als Platte mehr oder weniger deutlich entwickelt, bei *Callinera* aber hauptsächlich eine Darmmuskulatur, die auch einzelne Fasern zum Rhynchocöloin hinauf schickt; bei *Procarinina* eine Platte, welche ebenfalls mit nur einigen Fasern die Rüsselscheide umgibt. Bei *Carinomella* ist die Längsmuskelplatte Rhynchocöloinmuskulatur. Wir finden sie bei *Carinesta* als zwei völlig getrennte Systeme, eine Rhynchocöloin- (und Rhynchodäuin)muskulatur und eine Darmlängsmuskelschicht. In der Gattung *Carinella* sind dieselben Differenzierungen aufgetreten, die wir bei *Cephalothrix* schon beschrieben haben.

Welcher Zustand der primitivere ist: ob sich eine indifferente Längsmuskelplatte in zwei Richtungen entwickelt hat, oder ob das Parenchym innerhalb der innern Ringmuskelschicht von einzelnen Längsmuskelfasern durchschnitten ward und diese allgemein verbreiteten Fasern den Ursprung von Längsmuskelplatte, Rhynchocöloin- und Darmlängsmuskelschicht gebildet haben, oder ob eine

Rhynchocölo- oder Darmmuskulatur in ihrem Verschwinden erst als eine Längsmuskelplatte übrig geblieben ist und diese nachher zur Darm oder Rhynchocölo- oder Darmmuskulatur geworden ist, wird wohl spätern Untersuchungen zu entscheiden bleiben. Die Längsmuskelplatte wird gewöhnlich nur sehr kurz und beiläufig erwähnt; meistens fehlen genaue Angaben, und der Zusammenhang dieser Muskulatur mit den Kopfmuskelfasern ist (außer bei *Callinera*) völlig unbekannt.

Die wenigen bis jetzt bekannten Tatsachen, welche meistens nicht durch Beschreibungen, sondern durch Figuren belegt sind, erlauben uns noch nicht, einen bestimmten phylogenetischen Zusammenhang in diesen so abweichenden Entwicklungsstufen nachzuweisen. Erneute Untersuchungen an den verschiedenen Paläonemertinen in bezug auf diese Längsmuskulatur werden gewiß noch manches Interessante zutage fördern. Eine derartige Untersuchung ist umso notwendiger, als diese Muskulatur keineswegs auf die Paläonemertinen beschränkt ist; die Längsmuskelschicht des Darmes bei *Micrella*, die äußere Rhynchocölo- oder Darmmuskelschicht von *Oxyppolia* und die Längsmuskelplatte der *Lineus*- und *Cerebratulus*-Arten werden doch wohl Abkömmlinge dieser bei den Paläonemertinen allgemein verbreiteten Muskulatur darstellen.

8. Das Bindegewebe.

Wir besitzen über das Leibesparenchym der *Cephalotrichidae* nur eine kurze Notiz in BÜRGER's Monographie. Sie lautet dort wie in BRONN's Klassen und Ordnungen: „Eine sehr geringe Entwicklung besitzt das Leibesparenchym bei *Cephalothrix*, wo es im Wesentlichen auch nur die Seitengefäße umgiebt.“

Dies stimmt genau überein mit der andern Angabe BÜRGER's, daß das Leibesparenchym „bei den Meso- und Heteronemertinen aus der Kopfspitze durch eine starke, hauptsächlich aus Längsfibrillen zusammengesetzten Kopfmuskulatur verdrängt ist“.

Die Basalmembran, welche ja auch zum Bindegewebe gehört, und die dorsale Lamelle in der Längsmuskelschicht sind schon vorher besprochen worden und bleiben hier außer Betracht.

Das Bindegewebe füllt, wie immer bei den Nemertinen, auch den ganzen Körper von *Cephalothrix* aus; die Muskelfasern wie die Organe sind ringsum vom Bindegewebe umgeben.

Was uns aber besonders interessiert, ist das Vorhandensein eines sog. Parenchyms, the mesenchym tissue MONTGOMERY's. Natür-

lich ist der Unterschied zwischen Parenchym und Bindegewebe nur ein gradueller: MONTGOMERY hat uns schon gesagt, daß die Elemente die gleichen sind. Ich will daher erst präzisieren, was an dieser Stelle Parenchym genannt werden soll. Unter Parenchym verstehe ich alles Bindegewebe, die Basalmembran ausgenommen, welches nicht von Muskelfibrillen durchzogen wird, also nur ununterbrochenes Bindegewebe. Dieses findet sich sehr spärlich bei *Cephalothrix*.

Im Kopfe vor dem Gehirn fehlt es gänzlich (Fig. 14), denn die schmalen Bindegewebslamellen, welche Rhynchodäum und Blutgefäße trennen, können wohl außer Betrachtung bleiben. In der hintern Gehirnregion tritt bei *C. signata* (BÜRGER, 1895, tab. 11, fig. 13) das Bindegewebe ein wenig mehr hervor und schwindet dann wieder ganz: die fig. 14 derselben Tafel, die einen Schnitt durch die Mundregion darstellt, ist wieder parenchymlos.

Bei den andern von mir untersuchten Arten ist die Gegend zwischen dem Gehirn und dem Munde besonders reich an Parenchym (Fig. 16, 17 u. 19). Rhynchocölon und Blutgefäße sind ringsum von einer breiten Bindegewebschicht umhüllt. *C. bipunctata* scheint sich mehr den Verhältnissen von *C. signata* zu nähern, denn in den Abbildungen BÜRGER's (tab. 11) ist kein Bindegewebe zu sehen. Bei den untersuchten Arten fängt das Parenchym in der Mundregion zu verschwinden an (Fig. 5).

In der Vorderdarmregion von *C. filiformis* ist nur sehr wenig Parenchym aufzufinden. Nennenswerte Anhäufungen finden sich nur neben den Blutgefäßen, außerhalb der innern Ringmuskelschicht und über den Darmhörnern (Fig. 3). In den Anhäufungen neben den Blutgefäßen finden sich hier wie bei *C. rufifrons* die Nephridien.

Auch bei *C. rufifrons* und *linearis* ist das Parenchym in der Vorderdarmgegend sehr spärlich entwickelt. Wir finden es nur in der Nähe der Blutgefäße und oberhalb der Darmhörner. Erst wo die Gonaden auftreten, ist das Parenchym vielleicht etwas mächtiger (Fig. 4, 21); eine nennenswerte Ausbildung des Bindegewebes finden wir aber bei keiner der genannten Arten, auch nicht nachdem das Rhynchocölon verschwunden ist (Fig. 6). Es findet in der Schwanzregion eine Verringerung dieses Gewebes statt, das nur den Blutgefäßen folgt.

C. aliena bietet in dieser Hinsicht keine Abweichungen dar; die von BÜRGER beschriebenen *Cephalothrix*-Arten zeigen womöglich noch geringere Entwicklung des Bindegewebes. Ich schließe mich

denn auch ganz BÜRGER an, wenn er sagt: „Eine sehr geringe Entwicklung besitzt das Leibesparenchym bei *Cephalothrix*, wo es im Wesentlichen auch nur die Blutgefäße umgibt.“

Diese geringe Entwicklung des Bindegewebes scheint BÜRGER als eine sekundär erworbene Eigenschaft zu betrachten. Es hat aber schon BERGENDAL darauf hingewiesen, daß die Darstellungen BÜRGER'S keineswegs mit den tatsächlichen Befunden übereinstimmen. Sehen wir einmal, wie es sich mit der starken Entwicklung des Bindegewebes bei den Protonemertinen verhält.

Procarinina atavia fehlt das Parenchym außerhalb der innern Ringmuskelschicht sowie im Kopfe gänzlich. Nach innen von dieser Schicht ist es sehr wenig entwickelt und findet sich hauptsächlich um die Blutgefäße herum.

Bei *Carinina* fehlt das Bindegewebe in der Kopfspitze; wir finden es nur einwärts von der innern Ringmuskelschicht, in der nächsten Nähe der Blutgefäße und neben dem Rhynchocölon.

Carinesta weist in der Kopfspitze kein Parenchym auf; nach innen von der innern Ringmuskelschicht findet sich dieses sehr deutlich um die Blutgefäße und das Rhynchocölon; es verschwindet nachher und ist auch in der Genitalgegend sehr schwach entwickelt.

Carinomella fehlt jedes Parenchym, ausgenommen das die Blutgefäße begleitende.

Callinera stimmt mit diesen Protonemertinen überein, denn es fehlt auch ihr das Bindegewebe in der Kopfspitze; dieses begleitet nur die Blutgefäße und seitlich das Rhynchocölon.

Carinella verhält sich aber diesem Gewebe gegenüber sehr verschieden. Den primitivern Arten, wie *Carinella linearis*, *théli* und *groenlandica*, fehlt das Parenchym nahezu ganz. Auch *C. rubicunda* hat nur sehr spärliches Parenchym. Andere Arten, hierher *C. polymorpha* und *annulata*, weisen in der Kopfspitze und in den andern Körperregionen eine reichliche Entwicklung des Bindegewebes auf. Diesen Formen können wir also *Hubrechtia* anschließen.

Angaben über *Hubrechtella* fehlen.

Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß bei den Paläonemertinen das Bindegewebe sehr wenig zur Ausbildung gekommen ist. Normalerweise fehlt das Parenchym in der Kopfspitze; hinter dem Gehirn kann man das Bindegewebe stets nur nachweisen an den Spitzen der Blutgefäße und über den Darmhörnern. Auch findet sich stets Parenchym in der Umgebung der Gonaden.

Procarinina stellt wohl den Urzustand dar, aus dem wir uns alle andern entstanden denken müssen. Im Kopfe fehlt das Parenchym, welches in der Vorderdarmregion, nur nach innen von der innern Ringmuskelschicht, sehr spärlich entwickelt ist, nämlich nur neben dem Rhynchocölon, an der Stelle, wo die Blutgefäße über dem Darne verlaufen. Wenn die Blutgefäße, wie dies bei *Carinina* der Fall ist, sich von dieser Stelle entfernen, so begleitet sie ein Teil des Bindegewebes, also auch wenn die Gefäße (oder die Nephridien) sich außerhalb der Ringmuskelschicht begeben. Diesen Zustand finden wir bei den meisten Paläonemertinen in der hintern Vorderdarmregion. Die Auswanderung der Organe aus der innern Ringmuskelschicht heraus verursacht also das Auftreten von Parenchym außerhalb der Ringmuskelschicht.

Cephalothrix ist, den obigen Befunden zufolge, eine Paläonemertine, was ihr Parenchym anbetrifft. Die große Ausdehnung des Bindegewebes in der Gegend zwischen dem Gehirn und dem Munde ist wohl eine in der Gattung erworbene Erscheinung; *C. bipunctata* scheint sie nicht aufzuweisen und repräsentiert so vielleicht den primitivern Zustand. Das Vorhandensein vielen Bindegewebes in dieser Region ist aber keine Abweichung von dem allgemeinen Verhalten: sind doch gerade Rhynchocölon und Blutgefäße vom Parenchym umgeben.

9. Die Kopfdrüse.

„Es ist fraglich, ob bei allen *Cephalothrix*-Arten Kopfdrüsenzellschläuche entwickelt sind, indess habe ich solche bei einer von HUBRECHT gesammelten gelben Varietät von *C. linearis* gefunden“, schreibt BÜRGER p. 538 seiner Neapeler Monographie; „sie sind dort sehr kurz, indem sie nicht bis zum Gehirn nach hinten reichen. Die grössere Masse der kurzen, dicken Drüsenzellschläuche liegt aber über den Kopfgefässen“. Und an anderer Stelle (p. 229) heisst es: „Bei *Cephalothrix* ist eine Kopfdrüse entwickelt, wenn auch eine im Vergleich mit *Carinella rubicunda* äusserst geringfügige, da sie nur aus wenigen dünnen Drüsenzellschläuchen sich zusammensetzt, die als äusserst kurz das Gehirn nicht erreichen, obgleich dieses so überaus weit nach vorn in den Kopf gerückt ist.“ In: BRONN's Klassen und Ordnungen sagt BÜRGER außerdem über die Kopfdrüse von *Cephalothrix*: „Sie verhält sich wie bei den Metanemertinen.“

Das sind die einzigen positiven Angaben, die wir über eine Kopfdrüse in der Gattung *Cephalothrix* haben. Eine negative An-

gabe ist mir bekannt: PUNNETT schreibt für *C. aliena* (1901) „There are no head glands“. Bei allen andern Arten ist über ihre An- oder Abwesenheit nichts bekannt.

Ich habe *C. filiformis*, *linearis* und *rufifrons* auf das Vorhandensein einer Kopfdrüse untersucht und sie bei allen diesen 3 Arten gefunden. Bei *C. filiformis* war sie größer als bei den andern Arten, bei *C. rufifrons* am wenigsten entwickelt. Die Kopfdrüse liegt bei *Cephalothrix* nicht im Parenchym, das in der Kopfspitze ganz fehlt. Sie ist in die innere Längsmuskelschicht eingeschlossen und mit dem Nervengewebe verflochten (Fig. 14 u. 42). Nervengewebe und Kopfdrüse bilden zusammen einen von der Muskulatur scharf abgetrennten Gewebekomplex, der in der innern Längsmuskelschicht liegt. In dem Maße, wie das Nervengewebe zunimmt, nimmt auch die Kopfdrüse ab. Bei *C. filiformis* und *rufifrons* sind die Drüsenzellen schon dicht vor dem Gehirn verschwunden, bei *C. linearis* aber konnte ich in der Gehirnrinde noch einige Kopfdrüsenzellen finden, die dort an der peripheren Seite des Gehirns lagen. Es ist dies immer der Fall, wenn das Nervengewebe sich in fibrilläre und celluläre Substanz zu sondern anfängt. Man findet die Drüsenzellen dann hauptsächlich in der Peripherie des Nervenzellengewebes (Fig. 14).

Die Kopfdrüsenzellen sind wie die Nerven in 4 Gruppen angesammelt, 2 über den Blutgefäßen und 2 neben dem Rhynchodäum. Sie können die Blutgefäße so sehr einengen, daß nur ein sehr enger Spalt übrigbleibt. Auch gegen das Rhynchodäum dringen die Zellschläuche vielfach stark vor und wölben die Wand vor sich her. Das Eindringen von Drüsenzellen in die Blutgefäße, wie BERGENDAL es für *Callinera* beschrieben und abgebildet hat (1902), ja sogar in das Rhynchodäum, habe ich bei den verschiedenen Arten öfters konstatieren können. Einen Ausführungsgang dieser Drüsen in das Rhynchodäum habe ich aber nicht gefunden. Seine Existenz ist auch sehr unwahrscheinlich, da die Drüsenzellen mit ihren basalen, birnförmigen Enden (Fig. 40) dem Rhynchodäumepithel anliegen. Bei *C. linearis* und *rufifrons* hatten Drüsenzellen sich hauptsächlich in den ventralen Partien entwickelt, bei *C. filiformis* dagegen waren sie dorsal mächtiger.

Die Ausführungsgänge der Kopfdrüsen haben sich bei *Cephalothrix* nicht zu einem einzigen Gange vereinigt. Bei *C. linearis* und *rufifrons* münden sie direkt, durch viele feine Ausführungsgänge, an der Kopfspitze aus. Die Anzahl der Ausführungsgänge im Epithel

nimmt nach hinten zu ab und ist an der Kopfspitze besonders groß. Bei *C. filiformis* habe ich keine Ausführungsgänge gefunden.

Die Kopfdrüsenzellen sind groß und birnförmig: in ihrem basalen Teil weisen sie einen ovalen Kern auf mit exzentrischem Nucleolus (Fig. 40). Sie besitzen eine große Affinität zum Hämatoxylin, färben sich aber auch, in viel geringerem Maße, mit Pikrokarmín.

Nach dieser Beschreibung müssen wir in erster Linie die Frage erörtern, ob die Drüsenzellen der *Cephalothrix*-Arten eine Kopfdrüse oder „submuscular glands“ darstellen. Wir stehen damit aber sofort vor einer andern Frage, nämlich: Welcher Unterschied besteht zwischen diesen Drüsenarten? BÜRGER (1898) und COE (1905) stellen beide Kopfdrüsenzellenarten einander gegenüber. BÜRGER warnt sogar, sich nicht in der wahren Art dieser Drüsen zu täuschen. Über die von COE „submuscular glands“ genannten Drüsen schreibt er (p. 67): „Bei den Metanemertinen, namentlich bei *Eunemertes* und *Amphiporus*, seltener bei den Protonemertinen (*Hubrechtia desiderata*), kommen häufig im Kopfabschnitt Drüsenzellen vor, welche nichts mit der Kopfdrüse zu schaffen haben (tab. 4, fig. 17 u. 19). Sie verhalten sich ähnlich wie die Cutisdrüsenzellen der Heteronemertinen und bilden wie diese Bündel. Sie finden sich hauptsächlich in den Seiten des Kopfes, seltener in seiner ganzen Peripherie und sind in den Hautmuskelschlauch oder tiefer in das Leibesparenchym eingebettet. Ihre Secretgänge münden auf dem kürzesten Wege nach aussen.“

Wenn wir aber diesen typischen Punkten in der Beschreibung der wahren Kopfdrüse nachgehen, so lesen wir (p. 64): „Die Drüsenzellbündel, welche die Kopfdrüsen zusammensetzen, verhalten sich wie die Cutisdrüsen.“

Da die submusculären Drüsen auch in der ganzen Peripherie vorhanden sein können, stellt die Verbreitung der Drüsenzellen keinen Unterschied dar, ebensowenig wie die Lage im Parenchym oder in dem Hautmuskelschlauch. Die typische Kopfdrüse jedoch findet sich bei den Metanemertinen im Parenchym (BÜRGER, p. 66), bei den Heteronemertinen in dem Hautmuskelschlauche. Bleibt uns also nur die Mündungsweise der Drüsen übrig. Gewiß ist der alleinige, terminal mündende Ausführungsgang der typischen Kopfdrüse eine ganz abweichende Bildung und bietet ein Unterscheidungsmerkmal dar, das die Kopfdrüse von allen andern Drüsenarten unterscheiden könnte, wenn es dieser Drüsenart nur allgemein zu-

gehörte. Ihre Wichtigkeit wird aber sehr vermindert, wenn wir z. B. lesen (p. 64): „Indessen concentriren sich die Ausführungsgänge der Kopfdüse nicht immer auf einen einzigen Punkt, mitunter ist ein umfangreicherer Fleck des Epithels der Kopfspitze durch sie ausgezeichnet.“ Wenn wir aber in der Beschreibung der typischen Kopfdüse bei *Carinella rubicunda* lesen (p. 66): „Durch die terminale Ausmündung werden zum grössten Teil die Secretmassen nach aussen befördert, welche die über dem Rhynchodäum gelegenen Zellmassen der Kopfdüse produciren. Jene Drüsenzellmassen der Kopfdüse jedoch, welche ein wenig weiter hinten (ziemlich dicht vor dem Gehirn) neben den Blutgefässen liegen, bahnen sich zum grossen Teil direkt einen Weg nach aussen, indem sie nach Art der Cutisdrüsenzellen die Körperwand auf dem kürzesten Wege durchbrechen, hier also mittels zahlreicher feiner Secretgänge seitlich ausmünden“, so fehlt uns jegliches Merkmal, diese Kopfdüse von den submusculären Drüsen zu unterscheiden. Die Beschreibung, welche COE (1905) uns gibt, bringt uns nichts weiter. Seine Textfigur 2, p. 16, welche die Kopfdüse bei *Carinella rubra* darstellt, zeigt dieselben seitlichen Ausführungsgänge, welche BÜRGER für *Carinella rubicunda* beschreibt. Andere Merkmale als die von BÜRGER genannten erwähnt COE nicht.

Wenn er aber die Anhäufung von Drüsenzellen um das Rhynchodäum beschreibt und sagt (p. 16): „In other species (*C. frenata*) they occur only immediately about the rhynchodaeum. In still other forms of the same genus (*C. albocincta*) an intermediate condition may exist, for those glands situated in the wall of the rhynchodaeum may discharge their secretions directly into the cavity of the rhynchodaeum, and are not usually termed cephalic glands, although they are perfectly similar in character and doubtless have the same origin as the latter“, so frage ich, warum diese Drüsenzellen wohl und die „submuscular glands“ nicht? BERGENDAL macht in der *Carinoma*-Abhandlung (1903) denselben Unterschied (p. 28). „Aber sicher sind nicht die Hauptmasse von denjenigen Drüsenzellen, welche die äussere Längsmuskelschicht im Vorderkopfe fast ganz erfüllen, Drüsenschläuche der Kopfdüse. Die grösste Zahl derselben senden offenbar ihre Ausführungsgänge durch die Grundsicht ins Epithel hinaus und sind also in die innere Körperschicht eingedrungene Hautdrüsen.“ Die hierzu gehörige Fußnote sagt aber: „Übrigens entsteht natürlich die typische Kopfdüse in genau derselben Weise, wenn sie auch für die Ausmündung auf ein kleines vorderes Haut-

stück beschränkt ist.“ Wir haben jedoch gesehen, daß dies bei *Carinella* keineswegs der Fall ist.

Aus diesen Zitaten scheint mir genügend hervorzugehen, daß kein Unterschied zwischen einer „wahren Kopfdrüse“ und „sub-muscular glands“ existiert. Ich stelle mir ihre Beziehung ungefähr folgenderweise vor. Die Hämatoxylin-Drüsenzellen der Haut haben, wie alle andern Organe, ihre Verlagerung in den Hautmuskelschlauch im Kopfe begonnen. So finden wir sie als die Drüsenschicht bei *Callinera* wieder (sog. Nervenschicht). Wie das Nervengewebe sind sie aber auch weiter nach innen gerückt und so in die innere Längsmuskelschicht der Protonemertinen und Metanemertinen gelangt, wo wir sie z. B. bei *Cephalothrix* finden und bei einigen *Carinellen*. Bei den meisten Heteronemertinen sind die Drüsen in dem äußern Längsmuskelschlauch liegen geblieben, wo wir sie auch bei *Carinoma* finden. Bei *Hubrechtia* und vielen Hoplonemertinen sowie auch bei *Carinella rubicunda* sind die Drüsenzellen in das Parenchym der Kopfspitze hineingesunken. Während dieser Verlagerung hat aber ein Teil der Drüsenzellen seine dichte Kommunikation mit der Hautoberfläche verloren und sich mit den sich mehr terminal vorfindenden Drüsen vereinigt; vielleicht auch haben die terminalen Drüsen sich so mächtig entwickelt, daß die andern von ihnen verdrängt worden sind; vielleicht haben beide Entwicklungsmodi stattgefunden; ich wünsche das nicht zu entscheiden. Jedenfalls aber glaube ich, daß die „submuscular glands“ nur eine Entwicklungsstufe darstellen in der Leiter, die von den Hämatoxylin-Drüsen der Haut zu der typischen Kopfdrüse, wie wir sie z. B. bei einem *Prosadenoporus* finden, führt.

An welcher Stelle können wir *Cephalothrix* in diese Reihe einschieben? Einen großen, terminal endenden Ausführungsgang habe ich an ihr nicht nachweisen können. Sehr wahrscheinlich münden alle Kopfdrüsenzellschläuche auf direktem Wege nach außen. Bei *Cephalothrix linearis* habe ich Ausführungsgänge in der ganzen Peripherie des Kopfes gefunden. Die Drüsenzellen sind in die innere Längsmuskelschicht eingebettet. Wir haben also wahrscheinlich denselben Bau der Kopfdrüse vor uns, wie *Callinera* und *Hubrechtia* sie zeigen. Bei dieser sind die Drüsenzellen aber noch weiter in den Kopf hineingesunken und liegen im Parenchym.

Die Kopfdrüse der Gattung *Cephalothrix* stellt also eine intermediäre Entwicklungsstufe dar zwischen *Callinera* (der kleineren Form) und *Hubrechtia*. Vielleicht schließt sich *Carinesta* der kleinern

Callinera an. Die Kopfdrüse der Carinelliden aber hat sich schon viel weiter entwickelt und kann hier außer Betracht bleiben.

Warum BÜRGER in BRONN's Klassen und Ordnungen von der Kopfdrüse bei *Cephalothrix* sagt: „Sie verhält sich wie bei den Metanemertinen“, ist mir nicht recht deutlich. Typisch für die Hoplonemertinen ist doch, wie BÜRGER auch selber angibt, die Lage dieser Drüsen im Parenchym. Dieses fehlt in der Kopfspitze von *Cephalothrix*; die Drüse kann also auch nicht die typische Metanemertinenlage haben. Die Ausmündung an der Kopfspitze durch größere Sammelgänge fehlt bei *Cephalothrix* ebenso wie das Frontalorgan, in das die Kopfdrüsenzellschläuche ausmünden müßten. Ich kann die Übereinstimmung im Bau der Kopfdrüse dieser beiden Nemertinenformen also nicht für sehr groß halten. Am nächsten verwandt scheint sie mir noch mit *Hubrechtia* und mit *Callinera*, mit Paläonemertinen also.

10. Das Rhynchodäum.

Jede Angabe oder Beschreibung des Rhynchodäums in der Gattung *Cephalothrix* fehlt bis jetzt. Drei Autoren, nämlich JOUBIN (1890), BÜRGER (1895) und COE (1905), erwähnen die Lage der Rüsselöffnung; ihre Angaben stimmen aber nicht überein; denn während JOUBIN die Rüsselöffnung „à la pointe de la tête“ findet, liegt der Probosciporus nach BÜRGER und COE an der ventralen Seite. Weitere Angaben vermißt man gänzlich.

Aus folgendem Satze BÜRGER's (in: BRONN, p. 206) folgere ich jedoch, daß bei *Cephalothrix* das Rhynchodäumepithel drüsenfrei ist: „Ein mit einer drüsigen Wand ausgestattetes Rhynchodäum scheint nur den Protonemertinen, diesen aber allgemein eigentümlich zu sein, denn ausser bei den von mir sonst untersuchten Carinellen (*C. polymorpha*, *annulata*, *rubicunda*, *superba*, *banyulensis*, *nothus*, *linearis*) ist auch bei *Carinina* der vordere Abschnitt des Rhynchodäums mit einem Drüsenzellepithel ausgekleidet, ebenso wie bei *Hubrechtia desiderata*, obgleich dasselbe bei letzterer viel niedriger ist als bei den zuvor genannten Arten.“

Diese Folgerung stimmt mit der Wirklichkeit überein, denn ich habe bei keiner der untersuchten Arten Drüsen im Rhynchodäumepithel nachweisen können. An der Rüsselöffnung, die sich gewiß ventral vorfindet, geht das hohe Körperepithel ziemlich plötzlich in das viel niedrigere Rhynchodäumepithel über. Die Elemente sind

schon im Anfange des Rhynchodäums sehr breit und niedrig und nehmen im weiteren Verlauf dieses Organs die Form eines Plattenepithels an (Fig. 30). Ein Teil der Elemente der Kopfdrüse ist dem Rhynchodäum eng angelagert und buchtet dessen Epithel vielfach vor sich her.

Eine dem ganzen Rhynchodäum zugehörige Muskulatur fehlt, ebenso wie ein Sphincter. Gerade vor dem Gehirn treten Fasern der Längsmuskelschicht an das Rhynchodäum hinan. Die dorsal und ventral gelegenen Fasern sind Abkömmlinge der an der Außenseite des Nervengewebes gelagerten Partie der Längsmuskelschicht, die lateralen Fasern stammen aber aus der Schicht nach innen vom Nervengewebe. Die Längsfasern, welche bei der Insertion also radiär angeordnet sind, zerfallen durch das Auftreten des Rhynchocöloms sofort in zwei Längsmuskelschichten, die des Rüssels und der Rüsselscheide. Eine kurze Strecke vor diesen Längsfasern treten dorsoventrale Fasern auf zwischen Blutgefäßen und Rhynchodäum, welche Fasern die sehr dünne Ringschicht um das hintere Rhynchodäum bilden und direkt in die Ringmuskelschicht der Rüsselscheide übergehen. Die Längsmuskelfasern durchbrechen also diese Ringmuskelschicht.

Das Rhynchodäum liegt größtenteils in der ventralen Körperhälfte, unter dem Niveau der Blutgefäße, und wird allseitig vom nervösen Kopfgewebe umgeben (Fig. 30). Im hintern Teile (etwa einem Drittel) seines Verlaufs liegt das Rhynchodäum in der Medianebene; die Blutgefäße und ihre dorsale Anastomose umfassen das ganze Rhynchodäum (Fig. 14). Ich habe keine Nerven im Rhynchodäumepithel aufweisen können.

Das Fehlen von Drüsenzellen im Rhynchodäum der Gattung *Cephalothrix* kann nicht wundernehmen. Sind doch die Rhynchodäumdrüsen immer Paketdrüsenzellen (BÜRGER, in: BRONN, p. 206), und diese fehlen bekanntlich auch im Hautepithel von *Cephalothrix*, das an der Kopfspitze überhaupt mit nur sehr spärlichen Drüsenzellen versehen ist.

BÜRGER schrieb 1895 und 1898: „Ein mit einer drüsigen Wand ausgestattetes Rhynchodäum scheint nur den Protonemertinen, diesen aber allgemein eigentümlich zu sein.“ Diese Meinung findet aber keine Bestätigung in der Beschreibung des Rhynchodäumepithels bei *Hubrechtia desiderata*; lesen wir doch (1895, Monographie, p. 106): „Es [das Rhynchodäum] ist mit einem hohen Flimmerepithel ausgekleidet,

aber ich bezweifle, daß dieses Drüsenzellen enthält.“ Paketdrüsenzellen fehlen im Hautepithel von *Hubrechtia*.

Seitdem hat sich *Carinoma* als zu den Paläonemertinen gehörig erwiesen; dadurch wird die Allgemeinheit dieses Satzes zum zweiten Male eingeschränkt. Wie das Rhynchodäum der später beschriebenen Protonemertinen gebaut ist, ist uns leider sehr lückenhaft bekannt. Wenn nicht Angaben über den Bau überhaupt fehlen, wie bei *Procarinina* und *Hubrechtella*, so fehlen doch genauere Angaben über die Art der Drüsenzellen, wie bei *Carinesta*, *Carinomella* und *Callinera*. Eine genauere Untersuchung des Rhynchodäums in bezug auf das Hautepithel wird gewiß noch viel Interessantes zutage fördern. Jedenfalls bedürfen die Angaben BÜRGER's, sowohl was die Art der Drüsenzellen anbetrifft, wie ihr Vorhandensein, Bestätigung, seitdem die Zahl der Paläonemertinen verdoppelt ist.

Eine Differenzierung des Rhynchodäums in zwei Abschnitte, einen vordern, drüsigen und einen hintern, drüsenlosen, fehlt bei *Carinomella* und *Callinera*.

Dieser Zustand, den wir also bei *Cephalothrix* wiedergefunden haben, ist natürlich der primitivere. Bei *Cephalothrix* könnte die Einfachheit des Baues aber hervorgerufen worden sein durch Verschwinden der Drüsenzellen. Eine richtige Beurteilung des Zustandes bei *Cephalothrix* ist also nicht möglich, bevor unsere Kenntnisse des Rhynchodäums anderer Paläonemertinen sich vermehrt haben.

Das Vorhandensein von Ringmuskelfasern im hintern Rhynchodäumabschnitt ist nur bei *Callinera* beschrieben worden.

11. Der Rüssel.

QUATREFAGES (1846) erwähnt schon den Rüssel seiner *Polia filum*, weil er keine oder nur sehr schwache circuläre Muskelfasern („fibres transversales“) an ihm aufweisen konnte.

Das Rüsselepithel, das in dem ausstülpbaren Teile bei seinen beiden Arten Papillen bildet, „deren Ende sich“ bei *C. ocellata* „meistens in zwei oder drei hakig umgebogene Spitzen zertheilt“, wird von KEFERSTEIN (1862) beschrieben.

McINTOSH (1872—1873) beschreibt den Rüssel vollständiger, wenn er p. 105 der „Monograph of British Annelids“ sowohl das Epithel wie die Muskelschichten berücksichtigt. „In *Cephalothrix* the papillae of the proboscis are acicular and longest anteriorly (tab. 18, fig. 15). In transverse section the walls present a simpler structure than in *Lineus*; but, though in the living animal an ex-

ternal circular and internal longitudinal muscular coat are apparent, the tissues become so confused after mounting, that I have not satisfactorily unravelled them.“

JOUBIN (1890) sagt in der Gattungsbeschreibung nur: „La trompe à trois couches“. In der Diagnose des Genus in der Faune française (1894) schreibt er aber: „La trompe à trois couches musculaires.“

Diese Behauptung stimmt nicht mit der von BÜRGER gegebenen Beschreibung (1895 und in: BRONN) überein. Heißt es doch p. 419 letztgenannter Arbeit: „Rüssel sehr dünn, aber ziemlich lang; mit äusserer Ring- und innerer Längsmuskelschicht“, und p. 209 lesen wir: „Bei *Cephalothrix* bildet die Ringmuskelschicht des Rüssels nur ein einschichtiges Fibrillenlager, während die Längsmuskelschicht sehr stark entwickelt ist.“ Der Orientierung wegen sei außerdem noch nachfolgender Satz zitiert (1895, p. 119): „Auf letztere“ [innere Längsfibrillenschicht] „folgt nach innen das hohe Epithel“.

Bei den verschiedenen Autoren herrscht nämlich eine große Verwirrung in der Benennung dieser Muskelschichten. Ich hebe darum hervor, daß ich die Lage der Schichten im Rüssel benennen will nach der Lage im ausgeworfenen Rüssel. Das Rüsselepithel bildet also die Außenwand dieses Organs; diesem liegt, wie es PUNNETT (1901) für *C. aliena* beschrieben hat, die äußere Ringmuskelschicht an, und mehr nach innen folgt die innere Längsmuskelschicht und das Rüsselendothelium. Die Lage der Rüsselschichten im Rhynchocölon ist also die umgekehrte, wie ihre Benennung es aussagt.

Bekanntlich gehört *Cephalothrix* zu den unbewaffneten Nemertinen. Der Rüssel ist aber keineswegs einfach gebaut. Bei *C. rufifrons* unterscheide ich drei Abschnitte. Der dritte Abschnitt konnte an den beiden Exemplaren von *C. linearis* und bei *C. filiformis* ihrer Unvollständigkeit wegen nicht nachgewiesen werden. Die Rüsselabschnitte sind wahrscheinlich äußerlich getrennt (s. Fig. 51); der Bau ihrer Wände sowie der des Rüsselepithels ist sehr verschieden.

Sofort nach ihrem Ursprunge in der Gehirngegend bleibt das Rüssel- wie das Rhynchodäum-Epithel drüsenlos (Fig. 12). Die genauere Struktur des Epithels war schwer zu unterscheiden; ich meine aber, daß es aus hohen, mit Cilien versehenen Zellen zusammengesetzt wird. Die Basen dieser Zellen sind vom Bindegewebe umgeben, dem 2 Rüsselnerven eingelagert sind. Auf dieses Bindegewebe, das nicht stark entwickelt ist, folgt die Längsmuskel-

schicht, deren Fasern deutlich eine Neigung zur Anordnung in 4 Feldern zeigen. Das Rüsselendothel liegt der Längsmuskelschicht nach außen hin an. Im ersten Abschnitte des Rüssels sind also keine Ringmuskelfasern vorhanden, weder bei *C. rufifrons* noch bei *C. filiformis*; die Längsmuskelschicht bildet 4 Felder, das Rüssel-epithel ist drüsenfrei, und es sind 2 getrennte Rüsselnerven vorhanden, welche vor den lateralen Muskelbündeln liegen. In zurückgezogenem Zustande wird das Lumen des Rüssels von den Muskelfeldern eingeengt und weist daher die Kreuzform auf.

Die Längsmuskulatur hört aber sehr bald, nach etwa 7 Schnitten, nahezu ganz auf. Die Rüsselwand wird dann zusammengesetzt aus nur 2 Schichten, dem Epithel des Rüssels, das wieder Drüsenzellen, und einer Bindegewebsschicht, die sehr vereinzelte Längsmuskelfasern enthält (Fig. 8). Diese Strecke ist es, deren Bindegewebsschicht bei *C. filiformis* die Rhynchocöloimkörperchen bildet. Sie ist auch nur ziemlich kurz bei *C. rufifrons* (Fig. 51), bei *C. filiformis* aber viel länger; gegen den zweiten Abschnitt ist sie scharf abgesetzt durch den breiten Ringmuskel (Fig. 13), der plötzlich wie ein Diaphragma anfängt und sich sofort in die schmale äußere Ringmuskelschicht fortsetzt. Die einzelnen in der Bindegewebsschicht des ersten Abschnitts verlaufenden Längsmuskelfasern liegen dem Endothel eng an und scheinen sich in die Längsmuskelschicht des mittlern Abschnitts fortzusetzen.

Dieser zweite Abschnitt hat den gewöhnlichen Bau des Paläonemertinenrüssels. Es sind also vorhanden das Rüsselepithel, die äußere Ringmuskelschicht, die innere Längsmuskelschicht und das Rüsselendothel (Fig. 13, 61). Das Rüsselepithel weist in diesem Abschnitt denselben drüsigen Bau auf wie im Ende des vorigen. Neben den gewöhnlichen Stützzellen findet man 3 Arten von Drüsenelementen (Fig. 37). Die Nessel- und Stäbchenzellen sind sehr zahlreich, während die gewöhnlichen, sich mit Eosin homogen färbenden Drüsenzellen an Zahl weit gegen die Nessel- und Stäbchenelemente zurückstehen.¹⁾ Die Stäbchenzellen sind aber in sehr großer Menge vorhanden. Ob diese Elemente in diffuser Verbreitung oder in bestimmter Gruppierung auftreten, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen. Einzelne Stellen, hauptsächlich bei *C. rufifrons*, weisen darauf hin, daß eine Gruppierung der Nessel- und Stäbchenzellen vorhanden ist; Papillen

1) HUBRECHT (1879) erwähnt das Vorhandensein von Nessel- und Stäbchenelementen im Rüssel seiner *C. signata*.

habe ich aber bei keiner der *Cephalothrix*-Arten in dieser Region des Rüssels gesehen.

Ganz anders im dritten Rüsselabschnitt (Fig. 29). Hier fehlen alle die genannten Epithelzellen. Das Rüsselepithel, welches nur Drüsenzellen enthält, ist in Papillen angeordnet. Jede Papille wird von einer großen Menge Drüsenzellen bekleidet; die Elemente sind sehr klein, und vielfach ist der Inhalt der Becherzellen ausgeworfen; man sieht dann nur Papillen, welche ganz mit Kernen vollgepfropft erscheinen (Fig. 29). Genauere Betrachtung lehrt aber, daß diese Körnchen die Kerne der Becherzellen sind, deren homogenes, in meinen mit Pikro-Indigokarmin gefärbten Schnitten grünes Secret als Kügelchen im Lumen des Rüssels nachweisbar ist.

Das Epithel dieser zwei Rüsselabschnitte ist also aus ganz verschiedenen Elementen zusammengesetzt. Andere Unterschiede weisen sie aber nicht auf. Auch der dritte Abschnitt hat eine äußere Ring- und eine innere Längsmuskelschicht, deren Breite in beiden Abschnitten dieselbe ist. Die Längsmuskelschicht setzt sich in den Retractor fort, der ziemlich lang ist und mit der Längsmuskelschicht des Rhynchocöloms verwächst (Fig. 22).

Der Verlauf der Nervelemente erfordert einige Aufmerksamkeit. Wir haben schon gesehen, daß im Epithel des vordersten Rüsselabschnittes sich zwei Rüsselnerven finden, die einander gegenüber gelagert sind. Diese Rüsselnerven dehnen sich noch vor dem Sphincter zu einem Nervenplexus aus (Fig. 13, 61), der aber meistens noch die Nerven erkennen läßt; diese liegen nicht mehr einander gegenüber, sondern immer an einer Seite des Rüssels, zwischen dem Epithel und der Ringmuskelschicht (Fig. 13, 16). An der andern Seite, in der Mitte zwischen beiden epithelialen Nerven, ist ein dritter Nerv, zwischen Ring- und Längsfaserschicht, nachweisbar (Fig. 16 u. 61). Dieser nicht epitheliale Nerv ist nicht, wie die beiden andern, nur aus Punktsubstanz zusammengesetzt; es sind stets die großen Kerne vorhanden, welche in Fig. 61 abgebildet sind.¹⁾ Die gegenseitige Stellung der Nerven ist sehr konstant.

Die Diaphragmen der Rüsselscheide können auch den Rüssel einengen.

Eine derartige Differenzierung des Rüssels, wie sie oben für *Cephalothrix* beschrieben worden ist, stellt gewiß eine große Ab-

1) Siehe weiter das Kapitel über das Nervengewebe.

weichung vom Schema des Paläonemertinenrüssels dar. Nun sind zwar im letzten Dezennium viele vom BÜRGER'schen Anoplentypus abweichende Verhältnisse bekannt geworden, hauptsächlich im Stamme der Heteronemertinen (BERGENDAL 1902); den Paläonemertinen kommt indessen immer noch mit sehr vereinzeltten Ausnahmen die einförmige, aus nur zwei Muskelschichten, der äußern Ring- und innern Längsmuskelschicht, bestehende Rüsselwand zu (Fig. 46). Eine derartige Verteilung des Rüssels in drei Abschnitte, wie wir sie für *Cephalothrix* beschrieben haben, ist, soweit mir bekannt ist, bei nur zwei Formen nachgewiesen worden. BERGENDAL (1900) beschrieb einen vom normalen Verhalten abweichenden Zustand zum ersten Male; es war dies bei *Callinera bürgeri*. 1905 folgte COE mit *Carinomella lactea*, einer Protonemertine, die im Bau des Rüssels sich ebenfalls erheblich von ihren Verwandten entfernt. Wir wollen daher in erster Linie einmal sehen, ob *Cephalothrix* mit einer der jetzt bekannten Differenzierungen des Paläonemertinenrüssels vielleicht nähere Verwandtschaft zeigt.

Betrachten wir also *Callinera* (BERGENDAL 1900).

Der Rüssel dieser Paläonemertine setzt sich zusammen aus drei Abschnitten; wie bei *Cephalothrix rufifrons* sind der zweite und der dritte Abschnitt nur im Baue des Drüsenepithels unterschieden. Nessellemente wie Papillen scheinen zu fehlen; die Angaben über die Drüsenelemente sind aber sehr lückenhaft. Die Muskulatur besteht aus der äußern Ring- und der innern Längsmuskelschicht. Die bei *Callinera* getrennten Rüsselnerve scheinen auch in diesen zwei Regionen epithelial zu sein. Wesentlich stimmt der Bau dieser Abschnitte also mit denen von *Cephalothrix* überein; die Muskulatur ist genau dieselbe, das Epithel beider Regionen ist Drüsenepithel; das Nervengewebe ist epithelial. Bei *Cephalothrix* ist aber außerdem ein nichtepithelialer Nerv vorhanden, der bei *Callinera* nicht beschrieben ist.

Der vordere Rüsselabschnitt von *Callinera* ist vom mittlern scharf getrennt. Auch äußerlich kann man eine Einschnürung zwischen diesen beiden Regionen wahrnehmen, gerade wie es die Rekonstruktion Fig. 51 für *Cephalothrix rufifrons* zeigt.

Das Epithel dieses Abschnitts ist drüsenlos wie bei *Cephalothrix*. Eine Ringmuskelschicht fehlt, und die Längsmuskelfasern sind in vier Bündeln angeordnet. Die zwei epithelialen Rüsselnerve liegen einander gegenüber, gerade in der Mitte vor zweien dieser Bündel.

Der Bau dieses Abschnitts ist bei *Callinera* also gerade derselbe

wie bei *Cephalothrix*: die einzelnen, zerstreuten Ringmuskelfasern zwischen Epithel und Längsmuskelfasern sind vielleicht die letzten Reste der Ringmuskelschicht, welche in diesem Abschnitt verschwunden ist. Die Abgrenzung des ersten Abschnitts gegen den mittlern wird auch durch einen Sphincter hergestellt. Die Übergangsregion, die bei *Callinera* wie bei *Cephalothrix* durch eine außerordentliche Entwicklung des Parenchyms und Reduktion der Muskelschichten charakterisiert ist, fehlt im vordern Abschnitt. Bei *Callinera* ist eine derartige Strecke erst hinter dem Ringmuskel vorhanden. Ich glaube aber, daß die größere oder geringere Ausbreitung des Bindegewebes für unsere Betrachtungen nur geringe Bedeutung haben kann. Dennoch ist die Bindegewebsansammlung in den beiden Schematen Fig. 43 und 44 resp. für *Cephalothrix* und für *Callinera* angegeben worden.¹⁾ Beide Gattungen haben also denselben Rüsselbau.

Carinomella, die andere abweichende Paläonemertine (Coe 1905), zeigt erheblichere Differenzierungen als *Cephalothrix* und *Callinera*. Die Rekonstruktion Fig. 45 ist nach der Beschreibung Coe's zusammengestellt worden. Wir sehen also, daß im ersten Abschnitt die Muskulatur ganz verschwunden ist. Die Rüsselwand besteht nur aus dem drüsigen Epithel und einer breiten Bindegewebschicht. Die Längsmuskulatur ist aus dem Rüssel herausgewandert und findet sich als zwei getrennte Längsmuskelbündel im Rhynchocölon. Am Ende dieses Abschnitts tritt die Längsmuskulatur aber in die Rüsselwand hinein und bildet die innere Längsmuskelschicht. Gleichzeitig ist auch die äußere Ringmuskelschicht aufgetreten, deren Verdickung wieder die scharfe Trennung der beiden vordern Rüsselabschnitte hervorruft, die auch äußerlich deutlich sichtbar ist. Der mittlere und hintere Abschnitt zeigen wesentlich denselben Bau. Das Epithel des zweiten Abschnitts ist vielleicht drüsenlos, dasjenige des dritten aber drüsig. Die verschiedene Lage der Bindegewebschicht ist wohl nur von sekundärer Wichtigkeit.

Carinomella hat sich gewiß im Bau des Rüssels sehr weit vom primitiven Zustande entfernt. Eine derartige Differenzierung der Längsmuskulatur, wie sie der vordere Rüsselabschnitt dieser Gattung

1) In allen Schematen, die den Bau der Rüsselwandung betreffen (Fig. 43—49), ist die Differenzierung des Epithels außer acht gelassen worden. Die dieses betreffenden Angaben sind so unvollständig, daß man über die Art der Drüsenzellen nicht urteilen kann.

aufweist, steht einzig da. Auch die von COE vermutete sensorische Funktion des mittlern Abschnitts wäre eine merkwürdige Komplikation, die im Nemertinenstamme kein Analogon findet. Das Prinzip des Rüsselbaues glaube ich aber mit dem von *Cephalothrix* und *Callinera* vereinigen zu können. Ist doch der vordere Rüsselabschnitt dieser beiden Gattungen charakterisiert durch die Reduktion der äußern Ringmuskelschicht, die auch bei *Carinomella* stattgefunden hat. Wichtiger dünkt mich aber die Übereinstimmung in der Abgrenzung des ersten Abschnitts dem mittlern gegenüber; die Sphincteren bei *Cephalothrix*, *Callinera* und *Carinomella* sind doch gewiß homolog. Demzufolge wäre auch der erste Abschnitt des Rüssels bei *Carinomella* dem vordern Rüsselabschnitt der beiden andern Gattungen homolog.

Wir finden also im Bau des Rüssels dieser drei Gattungen dasselbe Thema wieder. *Carinomella* hat sich frühzeitig von den beiden andern entfernt und ist einer eignen Entwicklungsrichtung gefolgt.

Jetzt fragen wir aber, ob in der Zerlegung des Rüssels, welche wir bei *Callinera*, *Cephalothrix* und *Carinomella* gefunden haben, vielleicht eine mit dem Hoplonemertinenrüssel verwandte Differenzierung vorliegt. Der vordere Rüsselabschnitt einer bewaffneten Nemertine hat außer den beiden für Paläonemertinen typischen Muskelschichten (Fig. 46) noch eine Ringmuskelschicht hinzu bekommen. Im Gegensatz zum mittlern, wo wir die äußere Ringmuskelschicht in der Gestalt zweier Sphincteren wiederfinden, und zum dritten Abschnitt, wo sie gänzlich fehlt, ist die äußere Ringmuskelschicht gut entwickelt. Es besteht also keinerlei Übereinstimmung in der Differenzierung des Rüssels bei den 3 genannten Paläonemertinen und den Hoplonemertinen. Der Rüssel der enoplen Nemertinen hat sich ganz unabhängig von den bekannten Differenzierungen aus dem der Paläonemertinen entwickelt, wie der Rüssel der Lineiden mit seinen drei Muskelschichten ebenso eine getrennte Entwicklungsrichtung darstellt. Eine dritte Entwicklungsrichtung haben dann *Cephalothrix*, *Callinera* und *Carinomella* (letztere wahrscheinlich) eingeschlagen, von der *Carinomella* sich sofort wieder entfernt hat.

Der Rüsselbau kann also nicht für eine nähere Verwandtschaft der Gattung *Cephalothrix* mit den Hoplonemertinen zeugen. Ist die Verwandtschaft vielleicht unter den Heteronemertinen zu suchen? Sehr viele Formen dieser Ordnung haben im Rüssel den Paläonemertinenbau beibehalten, während eine andere Gruppe dem Heteronemertinenschema BÜRGER's entspricht oder Reduktionen dieses

Stadiums darstellt. Zu diesem Kreise rechne ich außer den typischen *Lineus*- und *Cerebratulus*-Arten *Valencinia rubens* COE (1895), *Oxy-
polella* BERGENDAL (1902), *Valencinia longirostris* BÜRGER und *Eupolia*:
zum erstern Kreise dagegen gehören die nicht typischen *Lineus*- und
Cerebratulus-Arten, wie *Cerebratulus urticans* BÜRGER, *Euborlasia*,
Oxyppolia PUNNETT (1901), *Zygeupolia* THOMPSON (1901) (Fig. 49) und
wahrscheinlich auch *Micrella* PUNNETT (1901). Die beiden Gattungen
Parapolia COE (1895) (Fig. 48) und *Valencinura* BERGENDAL (1902)
(Fig. 47) stehen gewissermaßen zwischen diesen Gruppen, weil die
äußere Längsmuskelschicht noch nicht ganz ausgebildet ist und sie
also im vordern Abschnitt zum Heteronemertinenkreise, im hintern
zum Paläonemertinentypus gehören. Sie stellen primitive Rüssel-
formen in der zweiten Gruppe dar.

Was den Bau des Rüssels betrifft, stellt also der Formenkreis
Oxyppolia, *Euborlasia* etc. die primitivere Stufe dar. Merkwürdiger-
weise kennen wir unter diesen eine Form, nämlich *Zygeupolia littor-
alis* C. B. THOMPSON (1901), die in gewisser Hinsicht an die ge-
nannten 3 Paläonemertinen erinnert.

Der Rüssel dieser Gattung hat wie *Cephalothrix* und *Callinera*
einen vordern Abschnitt, dem die äußere Ringmuskelschicht fehlt
(Fig. 49). Der einzige Unterschied dieser Regionen besteht in der
Anwesenheit endothelialer Ringfasern, die aber in der ganzen Länge
des Rüssels vorhanden sind und für unsere jetzigen Betrachtungen
gewiß vernachlässigt werden können. *Zygeupolia* ist eine sehr primi-
tive Heteronemertine, die, das Vorhandensein der äußern Längs-
muskelschicht und eines dorsalen Blutgefäßes ausgenommen, wohl
mehr Paläo- als Heteronemertinenmerkmale aufweist. Es wäre da-
her sehr erwünscht, genauere Angaben in Betreff der Übergangs-
region dieses Abschnitts und der mittlern zu erhalten. Das Fehlen
eines Sphincters scheint mir jedoch den analogen Befunden bei
Paläonemertinen gegenüber einer Bestätigung zu bedürfen. Dies ist
um so mehr der Fall, als die beiden primitiven Formen der typischen
Heteronemertinengruppe sich an *Zygeupolia* anschließen scheinen.
Auch hier ist im ersten Abschnitt des Rüssels, sowohl bei *Parapolia*
(Fig. 48) wie bei *Valencinura* (Fig. 47), die Ringmuskulatur ver-
schwunden. Es ist aber wohl sicher, daß *Valencinura* im Rüssel
keinen Sphincter aufweist; die genauen Angaben BERGENDAL's über
den Bau dieses Organs, welche außerdem kurze Zeit nach seiner
Callinera-Arbeit erschienen sind, machen es sehr unwahrscheinlich,
daß BERGENDAL das Vorhandensein eines solchen Sphincters nicht

erwähnt hätte. Bis jetzt liegt daher noch kein Grund vor, eine genetische Verwandtschaft zwischen diesen 3 primitiven Heteronemertinen und den genannten Paläonemertinen anzunehmen. Ich glaube aber auf das Fehlen der Ringmuskulatur im vordern Rüsselabschnitt bei primitiven Heteronemertinen hinweisen zu müssen, damit spätere Forscher auch diesen Tatsachen ihre Aufmerksamkeit zuwenden mögen. Vielleicht wird sich herausstellen, daß diese Differenzierung einen bei Paläonemertinen viel verbreiteteren Zustand darstellt, als man bis jetzt annehmen zu müssen gemeint hat.

Eine andere hier zu beantwortende Frage ist die der Nomenklatur der Rüsselmuskelschichten. Ich habe schon im Anfange dieses Kapitels darauf hingewiesen, daß die Schichten von mir nach ihrer Lage im ausgeworfenen Rüssel ihren Namen erhalten.

Es liegen dem folgende Betrachtungen zugrunde. Ob man sich auf den BÜRGER'schen Standpunkt stellt und den Nemertinenrüssel vom Pharynx der Plathelminthen herleitet, oder ob man HUBRECHT beipflichtet und dieses Organ als „a gradual derivative of an original continuation of the body-wall, which has become introvertible like the snout of the Rhabdocoela proboscidea“, betrachtet oder mit SALENSKY meint, daß Rüssel, Rhynchodäum und Rhynchocölon der Proboscis der Rhabdocölen homolog sind, so ist man doch darüber einig, daß der Rüssel vom Hautmuskelschlauch hergeleitet werden muß. Die Ringmuskelschicht des Rüssels bei *Cephalothrix* ist also eigentlich als ein Teil der äußern Ringmuskelschicht des Hautmuskelschlauchs zu betrachten und die Längsmuskelschicht des Rüssels ebenso als ein Teil der innern Längsmuskelschicht. Die Aufeinanderfolge der Wandschichten im ausgeworfenen Rüssel repräsentiert also die normalen Verhältnisse. Danach soll man den Schichten auch ihren wahren Namen geben und nicht die deskriptiven Namen beibehalten. Sind doch auch die ursprünglich deskriptiven Namen der Schichten des Hautmuskelschlauches schon lange nicht mehr als solche zu betrachten.

Die von mir angewandte Benennung der Schichten kann außerdem nicht solche Fehler verursachen, wie BÜRGER (p. 209, in: BRONN, Klassen und Ordnungen) sie macht, wenn er dort schreibt: „Bei den Proto- und Mesonemertinen ist aber die Folge der Hauptschichten des Rüsselmuskelschlauches die umgekehrte wie beim Hautmuskelschlauch.“ Wie man sich auch die Entstehung des Rüssels bei den Nemertinen denkt, so wird man doch immer das drüsige Rüssel-epithel als die Fortsetzung des Ectoderms betrachten. Wenn also

im Hautmuskelschlauch wie im Rüssel eine Ringmuskelschicht dem Epithel anliegt und dieser Ringmuskelschicht eine Längsmuskelschicht, so ist die Folge der Schichten im Rüssel gerade dieselbe wie im Hautmuskelschlauch.

Ein Vorzug der von mir angewandten Benennung ist es außerdem, daß man sofort wissen kann, ob man homologe Bildungen vor sich hat. Betrachten wir zum Beispiel den Rüssel einer Hoplonemertine und einer *Eupolia*. Im hintern Abschnitt jener findet man zwei Muskelschichten, eine dem Epithel anliegende Längsmuskelschicht und eine Ringmuskelschicht, ganz wie bei *Eupolia*. Diese Schichten sind aber keineswegs dieselben; bei *Eupolia* hat man die äußere Längs- und die äußere Ringmuskelschicht vor sich, im Hoplonemertinenrüssel die innere Längsmuskelschicht und eine im Hoplonemertinenstamme neu hinzugekommene Ringmuskelschicht. Der hintere Rüsselabschnitt von *Valencinura* weist dagegen die innere Längsmuskelschicht und eine endotheliale Ringmuskelschicht auf. Alle diese und dergleichen Tatsachen finden ihren Ausdruck in der vorgeschlagenen Nomenklatur, welche also viel zur Klärung der noch so verwirrenden Baueigentümlichkeiten der Rüsselwand beizutragen imstande ist.

Die Notwendigkeit einer allgemein angenommenen Nomenklatur macht sich aber sehr geltend. Wir finden z. B. bei PUNNETT (1900) für *Carinesta*: „the proboscis . . . possesses . . . an . . . outer circular and an inner longitudinal muscle layer“; für dieselben Verhältnisse bei *Micrella* (1901) aber: „In its“ (proboscis) „middle portion it is composed (when retracted) of an outer longitudinal muscle layer directly beneath the rhynchocoelomic epithelium, containing two muscle crosses formed by fibres from the thinner circular layer directly beneath it.“ Es liegt also nahe zu meinen, daß die falschen Angaben BÜRGER's in bezug auf die Lage der Muskelschichten im Rüssel von *Cephalothrix* auf den gleichen Unterschied im Ausgangspunkt der Betrachtung zurückzuführen seien. Daß BÜRGER aber seiner in der ganzen Monographie benutzten Nomenklatur auch bei *Cephalothrix* gefolgt ist, lehrt uns p. 119 der Neapler Monographie: „Der Muskelschlauch des Rüssels ist wie der des Rüssels der Protoneemertinen und der niederen Heteronemertinen (*Eupolia*) zweischichtig. Er besteht aus einer sehr feinen äußeren Ring- und einer etwas mächtigeren inneren Längsfibrillenschicht. Auf letztere folgt nach innen das hohe Epithel.“ Dieser Satz kann wohl keinen Zweifel lassen. Meine Figuren zeigen aber, daß ich mich der

BÜRGER'schen Meinung nicht anschließe und ebensowenig JOUBIN (1890) beipflichte, wenn er sagt „la trompe a trois couches musculaires.“ Die Beschreibung von M'INTOSH weist jedoch wahrscheinlich auf gleiche Verhältnisse hin, wie meine Präparate sie zeigen.

Wenn ich jetzt die Resultate meiner Untersuchungen am Rüssel noch einmal zusammenfasse, so hebe ich aus ihnen hervor, daß der Rüssel von *Cephalothrix* den typischen Paläonemertinenbau besitzt. Die von ihr erworbenen Differenzierungen schließen sich vollkommen an die von BERGENDAL für *Callinera* beschriebenen Verhältnisse an und zeigen vielleicht auch mehr oder weniger entfernte Verwandtschaft mit *Carinomella*.

Der Rüsselbau gibt also weder einen Grund ab, *Cephalothrix* eine gesonderte Stellung im System der Nemertinen beibehalten zu lassen, noch sie in der Nähe der Ahnen des Metanemertinenstammes einzureihen.

12. Die Rüsselscheide.

Über das Rhynchocölon von *Cephalothrix* besitzen wir nur spärliche Angaben. In der ersten Arbeit von M'INTOSH (1869) lesen wir, das Rhynchocöl reiche nicht ganz bis zum Körperende. Eine andere Besonderheit, welche sehr deutlich in allen Totalpräparaten dieser Tiere hervortritt, ist die Anwesenheit kontraktile Septen. McINTOSH beschreibt diese Septa in seinen beiden Arbeiten folgenderweise: „The chamber is divided through its entire length in *Cephalothrix* by transverse bands of contractile tissue, so that during the motions of the worm the anterior region is occasionally thrown into many moniliform spaces. These contractile septa (though imperfect in the middle) doubtless prove etc. . . . Moreover the wall of the chamber is thin.“

Bei BÜRGER finden wir ebenso nur einzelne Angaben über das Rhynchocöl, nämlich nur in seiner Monographie. Daß im hintern Körperabschnitt das Rhynchocölon fehlt, meldet auch dieser Autor, der außerdem meint, daß in der hintern Körperhälfte die Rüsselscheide noch zum Teil vorhanden ist. Die Wand des engen Zylinders setzt sich aus einer äußern Ring- und einer innern Längsmuskelschicht zusammen, welche beide sehr dünn sind. *Cephalothrix signata* hat außerdem noch eine äußere Längsmuskelschicht hinzubekommen, indem die Muskulatur der Längsmuskelpalte sich um die Rüsselscheide fortsetzt. *C. aliena* PUNNETT stimmt mit den Befunden an den andern Arten überein.

Wie weit in den Körper hinein das Rhynchocölon sich erstreckt, habe ich nur bei *C. rufifrons* beobachten können, weil die andern Formen mir nicht in vollständigen Exemplaren zur Verfügung standen. Es ist aber wohl sicher, daß auch bei *C. linearis* und *C. filiformis* das Rhynchocöl vor der hintern Körperhälfte aufhört. Bei *C. rufifrons* verschwindet dieses Organsystem noch im ersten Körperdrittel, fehlt also gewiß in der zweiten Körperhälfte.

Bei *C. filiformis* ist das Rhynchocölon viel weiter als bei *C. rufifrons* und *linearis*; bei *C. linearis* ist es enger als bei *C. rufifrons*. Dies findet sehr deutlich seinen Ausdruck in der Lage der Rüsselscheide in Beziehung zum Darne. Bei *C. filiformis* umfassen 2 Darmhörner das ganze Rhynchocölon, während bei *C. linearis* die Rüsselscheide ganz über der dorsalen Darmwand sich befindet und bei *C. rufifrons* die Darmhörner nur sehr wenig hervorspringen. In allen 3 Fällen waren die Rüssel noch erhalten, so daß diese Verschiedenheiten nicht hervorgerufen worden sein können durch den Mangel dieses Organs, dem vielleicht die Enge der Rüsselscheide bei *C. signata* zuzuschreiben wäre. Nächst dieser hat *C. aliena* die engste Rüsselscheide.

Das Rhynchocölon fängt in der Gehirngegend an, in der gleichen Höhe mit der ventralen Gehirncommissur. Vor dem Munde bleibt ihre Lage zentral im Körper, und erst das Auftreten des Mundes drängt das Rhynchocölon aus dieser Stellung mehr dorsalwärts (Fig. 17 für *C. rufifrons*, Fig. 19 u. 5 für *C. filiformis*). Die Rüsselscheide ist in dieser präoralen Region bei den genannten Species sehr weit (Fig. 16, *C. filiformis*), bei *C. linearis* aber enger. Gerade vor und über dem Munde erweitert sich das Rhynchocölon bei *C. filiformis* erheblich, denn dort ist der Rüssel zusammengezogen (Fig. 19 u. 5); bei den andern Arten geschah dies an einer andern Stelle. In der Vorderdarmgegend bekommt die Rüsselscheide ihre erstere Größe wieder, ist sogar kleiner als in der präoralen Region und verjüngt sich in der Enterongegend noch mehr. Überhaupt darf man sagen, daß das Rhynchocölon, von der Auftreibung durch die Knäuelung des Rüssels abgesehen, in der präoralen Region am weitesten und in der Vorderdarmgegend weiter ist als in der Enteronregion.

Die Wand der Rüsselscheide war bei allen Species überall ganz gleich gebaut. Sie besteht aus einem sehr flachen Endothel mit abgeplatteten Kernen (Fig. 60), aus einer Reihe von Längsmuskelfibern und aus einer sehr dünnen Ringmuskelschicht. Die Dicke dieser

Schicht ist bei *C. filiformis* ungefähr dieselbe wie die der äußern Ringmuskelschicht; bei *C. linearis* war sie in der hintern Vorderdarmregion nur aus einer, höchstens zwei Schichten von Ringfasern zusammengesetzt. Bei *C. rufifrons* ist die Ringmuskelschicht aber stärker ausgebildet als die äußere Ringmuskelschicht des Hautmuskelschlauches. Alle diese Schichten sind sofort beim Auftreten des Rhynchocöloms schon vorhanden. Die Längsmuskelschicht entsteht aus der Längsmuskulatur, welche innerhalb des Gehirngewebes vorhanden ist. Die Ringmuskelschicht ist die direkte Fortsetzung der sehr dünnen, den hintern Rhynchodäumabschnitt umgebenden Schicht. Sie bildet die Septen im Rhynchocölom, welche so sehr zusammengezogen sein können, daß auch der Rüssel eingengt wird. Beide Muskelschichten konnten am Rhynchocölom überall nachgewiesen werden. Bei keiner der 3 von mir untersuchten Arten bildet die Längsmuskelplatte eine Scheide um das Rhynchocölom herum; ein Zusammenhang zwischen innerer Ringmuskelschicht und Rhynchocölomwand fehlt.

Das Rhynchocölom bei *Cephalothrix* ist also sehr einfach gebaut. Die Rüsselscheide erstreckt sich nur durch die vordere Körperhälfte und ist am weitesten in der präoralen Region. Ihre Wand ist überall gleich gebaut und weist keine Differenzierungen auf; beide Muskelschichten sind schwach entwickelt, aber unabhängig von den andern Muskelschichten, und ihre Breite wechselt nicht. Außer diesen zwei Schichten, der innern Längs- und der äußern Ringmuskelschicht, sind keine der Rüsselscheide zugehörigen Schichten vorhanden; die von der Längsmuskelplatte gebildete Scheide bei *C. signata* gehört nicht zur Rhynchocöломmuskulatur.

Die Unabhängigkeit der Rhynchocöломmuskulatur von den Muskelschichten des Hautmuskelschlauches, nämlich von der innern Ringmuskelschicht, finden wir nur bei *Procarinina atavia* wieder. Bei allen übrigen Paläonemertinen ist eine Verbindung der innern Ringmuskelschicht mit der des Rhynchocöloms zustande gekommen. Durch die wechselnde Breite der Muskelschichten der Rüsselscheide sind überdies bei den meisten Arten Komplikationen hervorgetreten. Daß das Fehlen etwaiger Komplikationen im Bau der Rüsselscheide primitiv ist, wird wohl keiner anzweifeln. Ich glaube aber, daß die große Selbständigkeit der Muskelschichten ebenfalls eine Erinnerung ist an sehr primitive Zustände. Jedenfalls spricht für diese Meinung

wohl die Gesellschaft, in der sich *Cephalothrix* in dieser Hinsicht findet.

13. Der Verdauungsapparat.

Die Lage des Mundes ist immer für eins der wichtigsten Merkmale der Gattung *Cephalothrix* gehalten worden. Schon ÖRSTED gibt in seiner Diagnose der Gattung *Cephalothrix* die charakteristische Lage an: „Os (et ovaria aut testiculi) ab apice remota.“

Die ersten Angaben über den Bau des eigentlichen Darmkanals erhalten wir dagegen von KEFERSTEIN. Dieser erwähnt das Vorkommen von Seitentaschen des Darmes bei beiden Arten, und zwar *C. ocellata* und *C. longissima*, meint jedoch, bei *C. longissima* seien die Taschen nicht ausgebildet, wo Gonaden fehlen.

Erst M'INTOSH beschreibt den Verdauungsapparat seiner *Cephalothrix linearis*, welche identisch ist mit unserer *C. filiformis*. Er unterscheidet zwei Abschnitte am Darmkanal, den Ösophagus und den eigentlichen Darm. Genau beschreibt M'INTOSH die hervorragende Mundöffnung: „In *Cephalothrix* the lips of the oral aperture are frequently pouted outwards in the form of a short funnel, so that the animal resembles an elongated Distoma. Some circular fibres are present round the mouth in this group.“

JOUBIN meldet nur bei *C. bioculata* die Anwesenheit zahlreicher kleiner Darmcöcen, zwischen welchen die Gonaden gelagert sind und die er nicht wie KEFERSTEIN von der Anwesenheit dieser abhängig macht.

Ausführlicher als einer der genannten Autoren ist BÜRGER in seiner Monographie sowie in: BRONN's Klassen und Ordnungen. Er unterscheidet einen taschenlosen Vorderdarm und einen Mitteldarm, der mit winzigen Taschen ausgestattet ist. „Das Epithel des Vorderdarmes von *Cephalothrix* enthält äußerst reichlich schlanke, sich lebhaft tingirende, spindelförmige Drüsenzellen.“ Der Vorderdarm soll am meisten mit dem Magendarm der Hoplonemertinen übereinstimmen. Im Mitteldarm sind sehr charakteristische Einschlüsse vorhanden; nämlich bei *C. bipunctata* beschreibt BÜRGER das Vorhandensein großer Blasen, welche ein kleineres Bläschen mit Stäbchen in sich schließen, genau so wie es von BÜRGER bei Metanemertinen beschrieben worden ist. Auch betont dieser Autor ausdrücklich, daß die Lage des Mundes in diesem Genus höchst charakteristisch ist. Bei *C. rufifrons* und *linearis* soll der Mund nämlich 5mal so weit hinter dem Gehirn gelegen sein, wie dieses von der Kopfspitze ent-

fernt ist, bei *C. bipunctata* hingegen 3 mal. Bekanntlich gab hauptsächlich das mehr normale Verhältnis bei *C. signata* BÜRGER Veranlassung, diese Species von den andern abzutrennen. Später hat jedoch PUXNETT eine *Cephalothrix*-Species beschrieben, wo der Mund ebenso wie bei *C. signata* in normaler Lage sich vorfindet.

Meine Exemplare von *C. rufifrons* stimmen in Betreff der Lage des Mundes mit *C. bipunctata* überein: ich fand das Verhältnis 1:3; *C. filiformis* dagegen stimmt mit den andern *C.*-Arten BÜRGER's genau überein: das Verhältnis war 1:5. Dennoch glaube ich diesen Zahlen keinen großen Wert beilegen zu dürfen, denn sie sind erst an Schnittpräparaten gefunden worden, also an getöteten Objekten, welche während der Fixation zusammengeschrumpft sind, wodurch gerade in dieser Gegend sehr leicht Änderungen zustande gekommen sein können. Der Vollständigkeit wegen gebe ich dennoch die obigen Maße.

Sehr charakteristisch für *C. filiformis* ist das Hervorragen des Mundes, das ich bei keiner der vielen mir zur Verfügung stehenden Exemplare von *C. rufifrons* wiedergefunden habe. Fig. 2 gibt dieses Verhältnis sehr genau wieder. In der Literatur ist nur von McINTOSH und VERRILL dieses Hervorragen erwähnt worden (s. p. 1), während keine Abbildung existiert, welche diese Eigentümlichkeit des Mundes bei einer *Cephalothrix*-Art zeigt. Bei *C. rufifrons* und *linearis* BERGENDAL ist der Mund sehr klein und rund.

Das Epithel der Lippen ist außerordentlich hoch und hat etwa anderthalbmal die Höhe des Vorderdarmepithels (Fig. 5). Die Drüsenzellen, welche hier natürlich verhältnismäßig schlanker sind, sind jedoch die nämlichen, welche sich überall im Vorderdarme vorfinden. Sie durchsetzen aber alle die ganze Höhe des Epithels; in dieser Hinsicht stimmen *C. filiformis* und *rufifrons* vollkommen überein. Ebenso ist das Epithel des Vorderdarmes bei beiden Arten zusammengesetzt aus den gleichen Elementen, und zwar Epithelfadenzellen mit vielen kurzen Wimpern, Schleimdrüsenzellen, welche bei *C. rufifrons* (Fig. 41) bis auf die Tunica propria reichen, bei *C. filiformis* (Fig. 10) aber viel kürzer sind, und Körnchendrüsenzellen, welche stets viel weniger zahlreich sind als die erstgenannten Drüsenzellen. Die Anordnung des Epithels ist ziemlich gleichmäßig; etwas abweichend verhält sich aber die dorsale Darmwand, welche vom Rhynchocölon hervorgewölbt wird. Hier ist das Epithel stets viel niedriger und, im Gegensatz zu den übrigen Wänden des Öso-

phagus, deren Epithel vielfach gefaltet ist, ohne Falten (Fig. 3 u. 18); die Elemente sind aber nicht nur kürzer, sondern auch mehr geschwollen; die Drüsenzellen, vor allem die Körnchenzellen, sind verhältnismäßig sehr zahlreich. Vielleicht hat dieses niedrige Epithel der dorsalen Darmwand BÜRGER veranlaßt, in bezug auf das Vorderdarmepithel dieser Gattung zu schreiben: „Es ähnelt sehr dem des Magendarms der Metanemertinen.“ Wie aus dem Vorhergehenden ersichtlich, ist dies aber keineswegs der Fall.

Die Länge des Vorderdarmes ist verschieden, er bleibt aber immer kurz. Während an einem Exemplar von *C. filiformis* der Übergang vom Vorderdarm in das Enteron $4\frac{1}{2}$ mm von der äußersten Kopfspitze entfernt war, der Vorderdarm also gleichlang war wie der Abschnitt vor dem Munde, war letztgenannter Übergang bei *C. rufifrons* 2.6 mm von der Spitze entfernt, während der Mund sich auf 0.9 mm Abstand vorfand. Außerdem fängt bei *C. rufifrons* der Vorderdarm schon kurz vor dem Munde an. Der Ösophagus ist bei *Cephalothrix* sehr weit und füllt, zusammen mit dem Rhynchocöl, den ganzen Raum nach innen von der innern Längsmuskelschicht. Das Rhynchocöl wird eingeschlossen von den beiden Darmhörnern, welche sich beiderseits zwischen Rhynchocölom und Blutgefäße hineingedrängt haben (Fig. 3). Im Gegensatz zum Mitteldarm sind keine Taschen vorhanden: wohl finden sich bei *C. filiformis* Gonaden in der hintern Vorderdarmgegend, welche vielleicht eine geringe passive Hervorwölbung der Darmwand verursachen; mit Rücksicht auf die Lage der innern Ringmuskelschicht, welche in dieser Gegend an der Außenseite der Gonaden verläuft, soll diese Tatsache erwähnt werden.

Bei *C. rufifrons* hatten die Blutgefäße an verschiedenen Stellen sich so sehr erweitert, daß das Darmepithel von ihnen hervorgewölbt worden war und die Gefäße wie in eine Epithelfalte eingesenkt erschienen (Fig. 18). Bei *C. filiformis*, deren Blutgefäße zwischen zwei Muskelschichten eingeschlossen sind, war dies aber nie der Fall. Eine Verengung des Darmlumens durch die innere Ringmuskelschicht findet bei *C. filiformis* nicht statt.

Eine Darmmuskulatur habe ich nur am Vorderdarme von *C. filiformis* aufweisen können: schon am Munde tritt diese Ringmuskelschicht (Fig. 5), mit der uns M'INTOSH bekannt gemacht hat, auf. Sie vereinigt sich weiter hinten aber ventral mit den Fasern der innern Ringmuskelschicht. In ventrodorsaler Richtung fängt die Trennung der zwei Schichten dort wieder an, wo die Blutgefäße

sich finden (Fig. 3 u. 50), und auch mehr dorsalwärts sind die beiden Schichten stets getrennt vorhanden, nur die Fasern der Längsmuskelplatte zwischen sich fassend (Fig. 11). Dünn ist die Ringmuskelschicht zwischen Rhynchocölon und Vorderdarm; einzige Fasern sind aber stets nachweisbar. Die Darmmuskulatur setzt sich auch am entodermalen Darne entlang eine kurze Strecke fort (Fig. 4). Die innere Ringmuskelschicht dagegen verschwindet am Ende des Vorderdarmes. Bei keiner der von mir untersuchten Arten konnte ich eine äußerliche Gliederung des Darmes in diese 2 Abschnitte konstatieren. Am Epithel aber ist der Übergang sehr genau und plötzlich wahrnehmbar. Im Gegensatz zum Vorderdarmepithel ist im Enteron (= Mitteldarm BÜRGER) nur eine Art von Drüsenzellen wahrzunehmen, welche Drüsen kolbenförmig waren und mit sehr schmalen, stielartigen Fortsätzen zwischen den Epithelfadenzellen befestigt sind (Fig. 9). Beide, Epithelfaden- und Drüsenzellen, tragen lange, aber wenige Wimpern. An einigen Exemplaren sowohl von *C. filiformis* wie *rufifrons* ist das vordere Ende des Mitteldarmes von diesen Drüsenzellen ganz erfüllt; weiter hinten treten aber immer mehr Epithelfadenzellen auf, bis, wie auch im sogenannten Enddarm, alle Drüsenzellen verschwunden sind. Dieser Übergang ist ein allmählicher.

Das Enteron ist, wie der Vorderdarm, ein sehr weites Rohr, hat aber keine Epithelfalten wie dieser. Das Rhynchocölon wölbt, wo es noch vorhanden ist, die dorsale Darmwand hervor. Es finden sich immer Darmhörner zwischen Gonaden und Rhynchocöl, und wenn dieses Organsystem verschwunden ist, wird der ganze Raum innerhalb der innern Längsmuskelschicht vom Darmkanal eingenommen (Fig. 6). Zwischen den Darmtaschen, welche ich bei *C. rufifrons* konstatieren konnte, sind die Gonaden gelagert. Bei *C. rufifrons* treten letztere nicht zugleich mit dem Enteron auf, sondern erst später. Der vordere Abschnitt des Enterons, in dem sich also keine Geschlechtsorgane vorfinden, ist taschenlos. Die Gonaden verschwinden aber nicht mit den Darmtaschen; denn ich konnte an einem Exemplar Gonaden nachweisen bis zum Anus, ohne daß jedoch Darmtaschen vorhanden waren. Meines Erachtens spricht dieser Befund gegen die Annahme KEFERSTEIN's, daß die Anwesenheit von Darmtaschen in dieser Gattung gebunden sei an die Gonaden. Wahre Darmtaschen gibt es aber hier noch nicht. Gewiß sind un tiefe Ausbuchtungen der Darmwand vorhanden, welche regelmäßig mit den Gonaden abwechseln. Dorsoventrale Muskeln oder Binde-

gewebsssepten fehlen aber ganz, und erst, wo diese vorhanden sind, kann von echten Darmtaschen die Rede sein.

Wenn schon das alleinige Fehlen dieser Darmtaschen uns das Recht gäbe, einen Enddarm gegenüber einen Mitteldarm zu unterscheiden, dann hätte *C. rufifrons* einen langen Enddarm, dessen Epithel jedoch aus genau denselben Elementen zusammengesetzt wäre wie dasjenige des sog. Mitteldarmes. Das Lumen dieses Endabschnitts des Enterons ist vielleicht noch weiter als das des mittlern Abschnitts. Die Wand wird nur von den beiden Blutgefäßen hervorgewölbt. Das Lumen verengt sich ziemlich plötzlich; zu gleicher Zeit biegt sich der Darm nach oben und mündet sehr deutlich dorsal aus (Fig. 53).

Von *C. filiformis* und *linearis* standen mir keine vollständigen Exemplare zur Verfügung, so daß bei ihnen nur der Vorderdarm und ein kurzer Abschnitt des Enterons in Betracht kamen.

Im Enteron, hauptsächlich jedoch im Endabschnitt desselben, waren viele Gregarinen im Epithel eingeschlossen (Fig. 6). Bläschen wie von BÜRGER im Mitteldarmepithel von *C. bipunctata* beschrieben, konnte ich niemals auffinden.

Kurz zusammengefaßt besteht der Darmkanal der Gattung *Cephalothrix* also aus den folgenden zwei Abschnitten:

1. einem weiten Vorderdarm, der im Verhältnis zur Körperlänge ziemlich kurz ist und bei *C. filiformis* von einer eignen Ringmuskelschicht umgeben wird. Dieser Vorderdarm geht plötzlich über in das

2. ebenso weite Enteron, das in seinem vordern Abschnitt bei *C. rufifrons* der Darmtaschen entbehrt, bei *C. linearis* und *filiformis* sowie in einer folgenden mittlern Region bei *C. rufifrons* mit uneigentlichen Darmtaschen ausgestattet ist und bei *C. rufifrons* wieder in einen taschenlosen Abschnitt, den Enddarm BÜRGER's, übergeht. Das Enteron mündet dorsal.

Der Lage des Mundes darf als Gattungsmerkmal augenscheinlich kein großer Wert beigelegt werden; *C. signata* und *C. aliena* weichen in dieser Hinsicht keineswegs von dem normalen Zustande der Paläonemertinen ab; zweifelsohne gehört letztere Species zu derselben Gattung wie *C. filiformis*, und es ist also kein Grund mehr vorhanden, *C. signata* wegen der Lage des Mundes aus der Gattung *Cephalothrix* zu entfernen. Der Vorderdarm weist keine

Merkwürdigkeiten auf und stimmt mit den Befunden bei Proto- und Heteronemertinen überein.

Die Anwesenheit uneigentlicher Darmtaschen weist aber darauf hin, daß der Verdauungstractus von *Cephalothrix* noch auf einer ziemlich niedrigen Stufe in seiner Entwicklung steht, auf einer viel niedrigeren jedenfalls als der der Gattung *Carinoma*, welche große, gut entwickelte Darmtaschen besitzt. Sie schließt sich näher an *Callinera* und *Carinella* an, welche letztere Gattung auch einige Species umfaßt, die diese Differenzierung des Enterons zeigen. Es besteht aber die auffälligste Übereinstimmung mit *Callinera bürgeri*; auch hier findet sich ein ziemlich kurzer Vorderdarm, der plötzlich in das ebenso weite Enteron übergeht; dessen Gliederung in einen vordern, taschenlosen Abschnitt wie bei *C. rufifrons*, einen mit unechten Taschen versehenen mittlern Abschnitt und einen taschenlosen Endabschnitt stimmt genau mit den Verhältnissen bei *C. rufifrons* überein, denn die von der Muskulatur des Rhynchocöls abhängige Verengerung des Enterons kann hier außer Betracht bleiben.

Ein langer Endabschnitt des Enterons, der Enddarm oder das Rectum anderer Autoren, ist außer bei *Cephalothrix* und *Callinera* nur noch bei *Carinoma* bekannt. Da diese 3 Gattungen in bezug auf dieses Verhalten einzig dastehen, wird man vielleicht meinen, diesem Faktum großen Wert beilegen zu müssen. Allgemein wird dem Enddarm eine gleichwertige Stellung neben Mitteldarm und Vorderdarm eingeräumt. BERGENDAL hat in seiner *Callinera*-Abhandlung einigermaßen seine Stimme gegen diese Auffassung erhoben, denn p. 75 sagt er: „Å tarmkanalen kan man särskilja tre hufvudafdelningar, af hvilka dock blott de tvänne främsta sinsemellan erbjuda nämnvärd differentiering, ty, hvad jag nämmer ändtarm, öfverenstämmar till sin struktur ganska fullständigt med midttarmen, och dessa delars särskiljande, sker därföre hufvudsakligen med hänsyn till det vedertagna bruket“.¹⁾ Gerade dasselbe hätte er von der Gattung *Cephalothrix* sagen dürfen, denn auch hier ist das einzige Unterscheidungsmerkmal die An- oder Abwesenheit der Darmtaschen. Weder bei *Cephalothrix rufifrons* noch bei

1) Am Darmkanal kann man 3 Hauptabteilungen unterscheiden, von denen aber nur die beiden vordern eine nennenswerte Differenzierung gegeneinander aufweisen, denn, was ich Enddarm nenne, stimmt betreffs seiner Struktur ganz vollständig mit dem Mitteldarme überein, und wenn ich diese Teile unterscheide, so geschieht dies hauptsächlich in Hinsicht auf den gewöhnlichen Gebrauch.

Callinera ist dieser Unterschied stichhaltig; beide haben einen vordern Enteronabschnitt, der taschenlos ist, und doch wird keiner daran denken, diesen taschenlosen Abschnitt zur gleichwertigen Darmabteilung neben dem Vorderdarm zu erheben. Histologie und Embryologie geben uns bekanntlich ebensowenig Anlaß, den sogenannten Enddarm zu einem selbständigen Darmabschnitt zu erheben. Ich glaube also, daß keinerlei Grund vorhanden ist, bei den Nemertinen einen dritten Darmabschnitt zu unterscheiden, denn auch bei den andern Nemertinen unterscheidet sich der kurze sogenannte Enddarm in nichts Wesentlichem vom Mitteldarm.

Der Name Mitteldarm kann jetzt natürlich nicht mehr bleiben. Ich schlage also vor, an seiner Stelle von Enteron zu sprechen.

Es bleibt natürlich die Tatsache, daß wir bei den genannten 3 Gattungen einen taschenlosen Endabschnitt des Enterons antreffen. Man sollte indessen auch rein deskriptiv diesem Abschnitt nicht den Namen Enddarm oder Rectum beilegen, denn in allen andern Tierstämmen versteht man unter diesem Namen ein Gebilde ectodermaler Herkunft, einen Teil also des Proctodäums oder das ganze Proctodäum. Den Nemertinen geht aber ein Proctodäum ab; benutzen wir die gleiche Benennung, um zwei ganz verschiedene Bildungen zu bezeichnen, so verfallen wir wieder in die gleichen Irrtümer, welche ich oben gerade fortzuschaffen versucht habe.

Das ganze Enteron der Nemertinen ist also homolog dem Mitteldarm der andern Evertebraten und der Vertebraten; die Nemertinen sind die einzigen Tiere, welche einen Anus erlangt haben, denen jedoch ein Proctodäum abgeht.¹⁾ Durch die vorgeschlagene Nomenklatur gelangt auch diese Tatsache zum Ausdruck.

14. Das Blutgefäßsystem.

Die erste Angabe eines Blutgefäßsystems in der Gattung *Cephalothrix* findet sich in KEFERSTEIN'S (1862) Beschreibung seiner *Species longissima*, wo er p. 65 angibt: „Vom Gefäßsysteme habe ich nur die beiden Seitengefäße beobachtet.“

Einen Schritt weiter hat uns M'INTOSH in seiner „Monograph

1) R. HERTWIG stellt die Sache also ganz falsch dar, wenn er in der jüngsten Ausgabe seines Lehrbuches der Zoologie schreibt: „Von den rhabdocölen Turbellarien unterscheiden sie sich vornehmlich durch drei Charaktere: 1. Durch die Bildung eines Enddarmes hat der Darm eine Aftermündung erhalten und ist zu einem durchleitenden Rohr geworden“ (9. Aufl., 1910, p. 271).

of British Annelids“ geführt. Dort beschreibt dieser Autor das Vorhandensein zweier Längsgefäße, welche in ihrem Verlauf den Seitenstämmen folgen und nur durch die Fasern der Längsmuskelschicht von diesen getrennt sind. Eine anale Anastomose konnte der englische Forscher nicht konstatieren; das Bestehen dieser folgert er aber aus der Allgegenwart dieser Kommunikation im Nemertinenstamme. Die Beschreibung der Anastomose in der vordern Körperhälfte ist sehr kurz und lautet (p. 115): „Anteriorly the two vessels course forward by the side of the oesophageal portion of the alimentary canal without subdivision, pass along the sides of the proboscidian sheath in special cavities, as in *Lineus lacteus*, in front of the former, and reach the ganglia, where they communicate.“

Genauer über das Vorkommen einer Analanastomose kann uns auch OUDEMANS (1885) in seiner Beschreibung des Blutgefäßsystems von *Cephalothrix linearis* nicht mitteilen. Die Kenntnis des Verhaltens der beiden Gefäße im Kopfe verdanken wir ihm; später hat BÜRGER (1895) das Vorhandensein einer dorsalen Gefäßkommunikation in der äußersten Kopfspitze sowie das Fehlen einer Gefäßanastomose in der Gehirngegend bei *C. rufifrons* und *bipunctata* bestätigt. OUDEMANS (1885) hat auch die Struktur der Gefäße beschrieben. Die Wand der lacunenartigen Bluträume ist immer zusammengesetzt aus einem sehr platten Endothel mit in das Gefäßlumen hervorragenden Kernen und aus einer hyalinen Basalschicht. Wenn die Gefäße in der Intestinalgegend mehr ventral gelagert sind, ist um diese zwei Schichten herum noch eine feine Schicht von Ringfasern hinzugekommen. Die Blutgefäße sind in ihrer ganzen Länge in das gallertartige Bindegewebe eingebettet.

Die Darstellung des Blutgefäßsystems der Gattung *Cephalothrix* in den verschiedenen Monographien BÜRGER's schließt sich im großen und ganzen an diejenige von OUDEMANS an. Im Gegensatz zu OUDEMANS steht die Beschreibung von der Lage dieses Organsystems bei *Cephalothrix rufifrons*; BÜRGER konnte dort das Vorhandensein einer dorsalen Analanastomose feststellen.

Die Lage der Blutgefäße bietet in dieser Gattung keine großen Variationen dar. *Cephalothrix filiformis* weicht am meisten ab von den beiden andern *Cephalothrix*-Species; denn die Blutgefäße werden in der Ösophagealgegend von der innern Ringmuskelschicht umschlossen, beinahe ganz so, wie das PUNNETT (1900) für *C. aliena* beschreibt. Die von mir untersuchten Arten, *C. filiformis*, *rufifrons*

und *linearis*, verhalten sich aber in der Kopfspitze sehr verschieden von *C. signata*. Die Abbildung BÜRGER's von einem Querschnitt durch die Spitze vor dem Gehirn von *C. signata* zeigt innerhalb des Nervengewebes die zwei engen Blutgefäße, welche der Beschreibung nach erst vor dem Rhynchodäum zusammenhängen. Bei den drei obengenannten Arten ist ein solches Querschnittsbild nie aufzufinden; die Kopfanastomose erfüllt die ganze Kopfspitze (Fig. 14). Schon vor der Rhynchodäumöffnung ist die Kommunikation zu sehen, und sie läßt sich verfolgen bis zur dorsalen Gehirncommissur (Fig. 15), die der Anastomose plötzlich ein Ziel setzt. In der äußersten Kopfspitze ist die ganze Kopflacune über dem Rhynchodäum gelagert; mehr nach hinten zu dringt dieses nach oben, wodurch sich zwei seitliche und eine dorsale, mediane Lacune differenzieren (Fig. 14), welche fortwährend in offener Kommunikation miteinander stehen. Das Rhynchodäum ist in der Blutlacune aufgehängt an Bindegewebsbändern, welche sehr unregelmäßig und spärlich eine Trennung zwischen dorsalen und lateralen Lacunen bewirken. Die Kopflacune ist nie sehr weit, denn das nervöse Kopfgewebe dringt, hauptsächlich in der dorsalen Hälfte, in das Lumen der Bluträume vor.

Ein ventraler Zusammenhang der Blutgefäße hat sich mir nie ergeben. In der Gegend der Gehirncommissuren konnte ich ventrolateral vom Rhynchocölom immer zwei Gefäße unterscheiden (Fig. 15), welche bei *Cephalothrix filiformis* bis zum Munde die gleiche Stelle einnahmen (Fig. 19). Nach der Beschreibung BÜRGER's ist dieselbe Lage der Blutgefäße bei *C. bipunctata* vorhanden. Bei *C. rufifrons* sowie *C. linearis* nähern sich die Gefäße ventral, nur durch den unpaaren Ösophagealnerven getrennt. In der Gegend zwischen Gehirn und Mund bilden die Blutgefäße ziemlich weite Räume, ohne Muskulatur. Sie haben gerade wie in der Kopfspitze ein eigenes Endothel, das sehr platt ist und kleine hervorspringende Kerne besitzt; die Lacunen sind vom Bindegewebe umlagert, welches nach innen von der innern Längsmuskelschicht die verschiedenen Organe umhüllt.

Gerade vor der Mundregion ist die Lage der Blutgefäße von *C. rufifrons* und *linearis* wieder dieselbe wie bei *C. filiformis*, nämlich zwischen Rhynchocölom und Seitenstämmen (Fig. 19 u. 17). Die Munddecken drängen aber bald die Seitengefäße vor sich her nach oben (Fig. 5), wodurch diese eine Lage über dem Darm dorsalwärts von den Seitenstämmen bekommen. Sie verharren aber nicht lange in dieser Lage; denn in den Schnitten durch die Mundöffnung verlagern sich die Blutgefäße schon nach unten (Fig. 5), während

bei BÜRGER's *C. rufifrons* die Blutgefäße dieselbe Lage längere Zeit beizubehalten scheinen (1895, tab. 11, fig. 21). In der ganzen Vorderdarmgegend ist ihre Stelle dorsal von den Seitenstämmen (fig. 3 u. fig. 18). Das Verhalten aller *Cephalothrix*-Species ist hier ungefähr dasselbe; *C. bipunctata* scheint mit *C. rufifrons* und *linearis* in der Lage der Blutgefäße in der Vorderdarmregion übereinzustimmen. Wenn wir die innere Ringmuskelschicht vernachlässigen, verhalten sich *C. filiformis* und *aliena* ebenso. Denn bei diesen beiden Arten ist die Lage der Blutgefäße die nämliche. Die innere Ringmuskelschicht umschließt die beiden Blutgefäße in der Vorderdarmregion. *C. filiformis* stimmt aber auch mit *C. signata* überein, insofern bei letzterer die Blutgefäße in der Vorderdarmgegend, oberhalb des Darmes, in der Längsmuskelplatte zwischen Rhynchocölon und Darm gelagert sind. Auch bei *C. filiformis* sind Fasern dieser Längsmuskelplatte zwischen Darm und Blutgefäßen wahrzunehmen; Fig. 7 zeigt die Fasern, welche ich nur medianwärts von den Gefäßen antraf; daß diese Fasern der Längsmuskelplatte angehören, zeigt uns Fig. 11. Wenn die innere Ringmuskelschicht anfängt, kann man sehr genau zwischen den Ringfasern letztgenannter Schicht und denen des Darmes die Längsmuskelplatte mit einzelnen Fasern durchtreten sehen; die Längsmuskelfasern neben den Blutgefäßen sind nur die Fortsetzung dieser Platte. Die Längsmuskelfasern folgen den Blutgefäßen noch immer, wenn die innere Ringmuskelschicht schon längst verschwunden ist. Fig. 4 zeigt diese Längsfasern in der Mitteldarmgegend, wo die Blutgefäße, gerade wie bei den andern von mir untersuchten Arten, ventralwärts verlagert sind.

Innerhalb der Ringmuskelschicht haben die Gefäße sich längs der Darmwand angepreßt und sind ziemlich einförmig. In der Mitteldarmgegend bedingt jedoch die Größe der Gonaden, welche bei *C. filiformis* und *aliena* dorsolateral von den Gefäßen entstehen, ihren Habitus. Ganz anders bei *C. rufifrons*, wo weder Ring- noch Längsmuskelfasern die Blutgefäße begleiten. In der Vorderdarmgegend sind die Gefäße außerordentlich kontraktile; Fig. 18 zeigt uns an einem Querschnitt ein Gefäß in ausgedehntem und eins in kontrahiertem Zustand. Das kontrahierte Gefäß zeichnet sich aus durch ein hohes, vielfach gefaltetes Epithel (Fig. 20), wie das BÜRGER schon häufig an den Blutgefäßen der Hoplonemertinen beschrieben hat. Das umgebende Bindegewebe ist deutlich dichter und sehr dunkel gefärbt, eine Ringmuskelschicht habe ich aber nicht nachweisen können. Wenn zusammengezogen, ist das Gefäß vom

Darmepithel getrennt durch eine breite Bindegewebsschicht. Das ausgedehnte Gefäß dagegen liegt der Darmwand nahe an, hat ein sehr niedriges Epithel und zeigt nach außen hin keine dichtere Anhäufung des Bindegewebes. Das Darmepithel wird vom Gefäß hervorgewölbt, welches manchmal nahezu ganz in einer Darmfalte eingeschlossen erscheint. Auch in der Gonadenregion ist die Lage der Blutgefäße verschieden von der bei *C. filiformis*; in Übereinstimmung mit der Beschreibung BÜRGER's zeigt Fig. 23 die Gonaden zwischen Darm und Blutgefäßen. BÜRGER hatte aber nicht das Recht, dieses Verhalten von *C. rufifrons* auf die andern Arten zu übertragen; denn *C. linearis* stimmt in der Lage der Gonaden mit *C. filiformis* und *aliena* überein, während *C. rufifrons* und *bipunctata* den andern Zustand zeigen.

Sehr bemerkenswert ist die Lage der Analkommunikation bei *C. rufifrons*; von *C. filiformis* und *linearis* standen mir keine hintern Enden zur Verfügung, daher ich die Lage der Organe in der Nähe des Anus nicht festzustellen vermochte. Fig. 53 zeigt für *C. rufifrons* die relative Lage des Anus der Anastomose der Blutgefäße und der Nervencommissur gegenüber. Es ist nicht möglich bei diesen langen, drahtförmigen Würmern im voraus zu bestimmen, welche Seite die dorsale und welche die ventrale ist, während auch der Anus nicht makroskopisch wahrgenommen werden konnte. Die Bestimmung war also an den Schnittserien vorzunehmen und aus der relativen Lage der Organe abzuleiten. Da nun das sicherste Merkmal, das Rhynchocölon, in der zweiten Körperhälfte ganz verschwunden ist, konnte ich nur die Lage von Gonaden, Blutgefäßen und Seitenstämmen zur Hilfe ziehen, welche drei Organsysteme bei *C. rufifrons* immer in dorsoventraler Richtung aufeinander folgen. Ich kann also mit Bestimmtheit angeben, daß die Lage des Anus an der dorsalen Körperwand aufgefunden worden ist, während Blutgefäße sowie Seitenstämme hinter dem Anus, d. h. ventral, commissurieren. Meines Wissens würde dies bei den Paläonemertinen der einzige Fall einer ventralen Analanastomose der Blutgefäße sein. Nur für *Micrella* PUNNETT ist dasselbe Verhalten der analen Gefäßkommunikation angegeben worden; diese Tatsache läßt uns dem Resultat eventueller Untersuchungen an den Hinterenden anderer Paläonemertinen sehnlichst entgegensehen. Jedenfalls steht dieser Befund in schroffem Gegensatz zur Angabe BÜRGER's, die aber durch nichts begründet ist. BÜRGER schreibt p. 537 seiner Monographie: „Es gibt nur zwei Seitengefäße, die sich in der Kopfspitze, vor dem Gehirn, über der

Rüsselöffnung und im hintersten Körperende über dem After vereinigen.“ Ich glaube aber meinen Befund an *C. rufifrons*, der an einer Querschnittsserie und einer horizontalen Serie erhalten wurde und in Fig. 53 seinen Ausdruck findet, der BÜRGER'schen Behauptung entgegenstellen zu dürfen.

Die Punkte, in denen das Blutgefäßsystem der verschiedenen *Cephalothrix*-Arten differiert, sind also nicht von sehr großer Wichtigkeit und kommen vielleicht nur als Artmerkmale in Betracht. Aus der oben gegebenen Darstellung ergibt sich, daß *Cephalothrix* ein sehr einfaches Blutgefäßsystem besitzt, welches zusammengesetzt ist aus zwei Längskanälen, die sich vor dem Gehirn zu einer breiten Kopflacune vereinigen und, wenigstens bei *C. rufifrons*, am Körperende durch eine ventrale Analkommunikation ineinander übergehen. Eine ventrale Anastomose habe ich im Kopfe nicht wahrnehmen können. *Cephalothrix signata* weicht von dem gegebenen Schema nur in der Hinsicht ab, daß die Kopflacune einen viel geringern Umfang hat und daß der Zusammenhang beider Gefäße nur in der vordersten Köpfs Spitze, d. h. noch vor der Rhynchodäumöffnung, stattfindet. Sonstige Gefäße oder Anastomosen sind aber auch bei *C. signata* nicht vorhanden.

Ein so einfaches System von Gefäßen findet sich wohl bei keiner andern Nemertine. Bekanntlich gibt es mehrere Formen, denen eine ventrale Gehirnanastomose abgeht, wie *Callinera*, *Carinesta*, *Procarinina*, *Carinoma* und *Carinomella*, während sie auch in der Gattung *Carinella* vermißt werden kann. In der Mehrzahl dieser Fälle hat ein gewisser Ersatz, wie BERGENDAL es nennt, stattgefunden. Nur *Carinoma* entbehrt neben *Cephalothrix* irgendeiner ventralen Anastomose der Seitengefäße in der vordern Körperhälfte. Das Fehlen dieser Kommunikation deutet gewiß auf einen primitiven Zustand. Für diese Meinung spricht nicht nur die Stellung, welche *Cephalothrix* in vieler Hinsicht vergleichend-anatomisch einnimmt, und besonders ihr Blutgefäßsystem; auch die verschiedenen Formen, welche bei den andern Paläonemertinen die ventrale Blutgefäßanastomose darbietet, weisen darauf hin, daß wir dort neuerworbene Verhältnisse vor uns haben. Die Lage der Seitengefäße in der Mund- und Vorderdarmregion bietet auch vergleichend-anatomisch sehr interessante Ausblicke. Die Blutgefäße finden sich stets oberhalb der Mundhörner; BÜRGER hat dies schon in seiner Neapeler Monographie abgebildet für *C. signata* und *C. bi-*

punctata (fig. 14 u. 18, tab. 11), und die Fig. 5 zeigt dasselbe Verhalten für *C. filiformis*; auch *C. rufifrons* schließt sich hier an. Dieser Verlauf bleibt bei den meisten *Cephalothrix*-Arten nur auf einer kurzen Strecke erhalten. *C. signata* weicht aber in dieser Hinsicht ab von allen andern Arten, indem die Lage der Blutgefäße in der Längsmuskelplatte oberhalb des Darmes erhalten bleibt und sie also auch nach innen von der innern Ringmuskelschicht liegen würden. fig. 15, tab. 11 zeigt uns diese Lage, während fig. 21 derselben Tafel das nämliche Verhalten, aber weniger typisch, für *C. rufifrons* zeigt. Diese Lage der Blutgefäße dem Vorderdarm gegenüber steht nicht allein da. Sie ist von BERGENDAL als typisch für *Callinera bürgeri* beschrieben worden und später wiedergefunden worden bei *Carinesta orientalis* PUNNETT. Auch diese Merkwürdigkeit von *C. signata*, deren Spuren sich noch bei den andern *Cephalothrix*-Arten finden, drängt uns dazu, *Cephalothrix* als eine den primitiven Paläonemertinen verwandte Form zu betrachten.

Bedeutungsvoller als die Lage dem Darm gegenüber ist das Verhalten der Blutgefäße der Längsmuskelplatte und der innern Ringmuskelschicht gegenüber. Bei *C. rufifrons*, *bipunctata* und *linearis* fehlt bekanntlich die innere Ringmuskelschicht; die Blutgefäße liegen außerhalb der Längsmuskelplatte im Parenchym. Bei *C. aliena* und *filiformis*, wo die Ringmuskelschicht noch ausgebildet ist, umschließt sie auch die Blutgefäße, welche bei *C. aliena* vom Parenchym umgeben sind. *C. filiformis* nähert sich noch mehr den Verhältnissen von *C. signata*, denn dort finden sich an der Innenseite der Blutgefäße Fasern der Längsmuskelplatte. In bezug auf diese Lage der Blutgefäße sollte man auch das Verhalten letztgenannter Organe bei *Carinina grata* nicht außer Betracht lassen. Es wird wohl nicht als Zufälligkeit angesehen werden können, daß die Blutgefäße, welche in der Gehirnregion (tab. 11, fig. 5, BÜRGER 1895) sich neben dem Blinddarm des Vorderdarmes erweitert haben, in der Mundregion stets nur dorsal von diesem Organ, gerade zwischen Darm und Rhynchocölon und nach innen von der innern Ringmuskelschicht gefunden werden, wie mich die Untersuchung der Schnittserien gelehrt hat.

Diese Lage bleibt in der vordern Vorderdarmregion beibehalten (fig. 6, tab. 11), ja eigentlich noch teilweise in der Nephridialregion, wie aus fig. 3 u. 4, tab. 11 erhellt. In dieser Region steigen die Gefäße jedoch wieder dem Darne entlang herab. Diese Lage der Blutgefäße finden wir wieder bei *Procarinina atavia*, während die einzige Abbildung der vordern Vorderdarmregion von *Carinomella*

uns vielleicht dieselbe Lage in der Mundgegend folgern läßt. Bei *Carinella* scheint die Lage der Blutgefäße der Ringmuskelschicht gegenüber zu wechseln; wenigstens konstatiert BERGENDAL für *Carinella grönlandica*: „Die Seitengefäße verlaufen bei *C. grönlandica* im ganzen Körper außerhalb der inneren Ringmuskelschicht, während sie bei *C. linearis* vor der Nephridialregion innerhalb derselben Schicht ihren Lauf nehmen.“ In seiner *Callinera*-Abhandlung sagt er überdies: „Hos alla af mig undersökta Carinellider äfvensom å alla de afbildningar af dylika, som jag kan erinra mig, börja blodkärlen senast ofvan munnens bakre del att förskjutas utanför d. v. s. på sidan om tarmen. Vanligen börjar denna laterala förskjutning ännu längre fram.“¹⁾ Auch ich habe keine Abbildung der Mundregion einer *Carinella* gefunden, wo die Blutgefäße innerhalb der Ringmuskelschicht auf dem obren Mundrande gelagert waren.

Wenn wir diese Tatsachen in einem Schema vereinigen und daneben auch die Anzahl der Längsgefäße und die Anwesenheit einer ventralen Anastomose im Kopfe stellen, so ergibt sich Folgendes:

Gattung	Lage der Blutgefäße gegenüber der Ringmuskelschicht	dem Darne	Anzahl der Längs- gefäße	Ventrale Kopfanastomose
<i>Procarinina</i>	innen	über	2	Anastomose
<i>Carinina</i>	innen	über	2	Ventrale Gehirn- anastomose?
<i>Carinesta</i>	innen	auf	2	Anastomose
<i>Callinera</i>	innen	auf	2	Anastomose
<i>Cephalothrix</i>	innen	auf und über	2	—
<i>Carinella</i>	meistens nach außen in der Mundregion	?	2—6	— oder + oder Gehirnanastomose
<i>Carinomella</i>	innen	neben	2	Anastomose
<i>Carinoma</i>	in der Mundregion nach innen	neben	6	—

Es ist wohl kein Zweifel möglich, daß die Lage der Blutgefäße nach innen von der Ringmuskelschicht ursprünglich zu nennen ist, ebenso wie die Lage in einer Ebene, dorsalwärts von der obren Darmwand. *Carinesta*, *Callinera*, *Procarinina* und *Cephalothrix signata* haben diese Lage ohne Abänderungen erhalten, während bei allen andern Paläo-

1) Bei allen von mir untersuchten Carinelliden wie auf allen Abbildungen derselben, deren ich mich erinnere, fangen die Blutgefäße am spätesten vor dem hintern Teile des Mundes an zur Seite des Darmes vorzuschieben. Gewöhnlich fängt das laterale Vorschieben schon lange zuvor an.

nemertinen Verwicklungen eingetreten sind. Mehr oder weniger deutlich sind aber überall die Reste dieses primitiven Verhaltens vorhanden. Wenn man alle diese Tatsachen berücksichtigt, so unterliegt es wohl keinem Zweifel, daß das Blutgefäßsystem von *Cephalothrix* niedriger organisiert ist als das irgendeiner andern Nemertine. Es wird aus nur zwei Längsgefäßen zusammengesetzt, welche im Kopfe nur dorsal vom Rhynchodäum anastomosieren; das Fehlen irgendeiner ventralen Kommunikation teilt es nur mit *Carinoma*, die jedoch in anderer Hinsicht ein so kompliziertes Gefäßsystem aufweist, daß wir diese Übereinstimmung weiter außer acht lassen können. Die Ursprünglichkeit dieses Systems wird noch erhöht durch die äußerst primitive Lage der Blutgefäße in der Mund- und Vorderdarmregion. *Cephalothrix signata* bietet uns in seinem Blutgefäßsystem geradezu das Schema dar, aus dem wir uns theoretisch dieses Organsystem aller andern Nemertinen entstanden denken müssen, und die andern *Cephalothrix*-Arten schließen sich genau an *C. signata* an.

15. Die Nephridien.

A. C. OUDEMANS (1885) hat in seinem Artikel über das Blutgefäßsystem und die Nephridien der Nemertinen auch *Cephalothrix* in dieser Hinsicht untersucht, aber ohne positive Resultate zu erreichen. Denn p. 39 seiner Dissertation schreibt er:

„Van een watervaatstelsel, beter nephridiairstelsel, heb ik niets gezien. HUBRECHT vermeldt by het levende dier, zydelings, op de hoogte van den mond, eene opening te hebben gezien, en voegt er by: „of the watervascular system?“ Wel kan ik mededeelen, dat de bloedruimte daar een uitlooper afgeeft boven over de zenuwstammen, naar de peripherie. (Vervult hier het bovenste gedeelte van de bloedruimte ook een rol als nephridium?) Doch openingen heb ik niet gezien, evenmin iets wat geleek op een nephridiair stelsel, zooals beneden by *Carinella* zal beschreven worden.“

Die Meinung von OUDEMANS, ein Teil des Blutgefäßsystems habe die Funktion des Wassergefäßsystems übernommen, ist wahrscheinlich als eine Folgerung seiner später als falsch erkannten Meinung zu betrachten, daß Blut- und Wassergefäßsystem in offener Verbindung miteinander stehen.

Weder JOUBIN (1890) noch BÜRGER (1895) konnten diese Angabe von OUDEMANS bestätigen; ersterer negiert in seiner Beschreibung der *Cephalothrix*-Arten sowohl Blutgefäßsystem wie Nephridien, welche

auch nicht abgebildet sind. BÜRGER schreibt dagegen in seiner Neapeler Monographie p. 119: „ebenso wenig wie OUDEMANS gelang es mir bei einem *Cephalothrix* das Excretionsgefäßsystem nachzuweisen.“ Aber auch er negiert die Angabe von OUDEMANS, daß die Funktion der Nephridien vom Blutgefäßsystem übernommen sei. Nach seinen Untersuchungen am lebenden Objekte sowie an Schnitten meint BÜRGER die Anwesenheit eines nephridialen Apparats verneinen zu können. Denn p. 122 dieser Arbeit lesen wir für *Cephalothrix signata*: „Nephridialapparat fehlt“, p. 537 in der Gattungsdiagnose von *Cephalothrix*: „Nephridien fehlen“. Und in der spätern Nemertinenarbeit BÜRGER's in BRONN's Klassen und Ordnungen lesen wir sogar p. 416 in der Diagnose der 2. Familie *Cephalotrichidae* MCINTOSH: „Ohne Nephridien“. Daß dieses Merkmal große Bedeutung hat, ergibt sich aus der Tabelle p. 414. Dort erhebt BÜRGER die An- oder Abwesenheit von Nephridien zum ersten und wichtigsten Unterscheidungsmerkmal zwischen den beiden Familien der Mesonemertini.

„Mit Nephridien. Mit stark entwickelter innerer Ringmuskelschicht
Carinomidae.“

„Ohne Nephridien. Innere Ringmuskelschicht fehlend oder sehr
 schwach entwickelt *Cephalotrichidae*.“

Der Wert eines negativen Merkmals scheint mir immer sehr zweifelhaft, sehr gewagt die Annahme der Abwesenheit in einer Familie eines so allgemein verbreiteten Organsystems, wie es die Nephridien sind, während alle andern Familien dieses Stammes sie besitzen.

Die Darstellung BÜRGER's hat sich auch als falsch erwiesen, denn es ist mir gelungen, bei *Cephalothrix rufifrons*, *C. filiformis*, *C. linearis* BERGDL. und *C. linearis* OUDEMANS die Nephridien aufzufinden.

Wenn wir eine Querschnittserie einer dieser *Cephalothrix*-Arten betrachten, begegnen wir in der Mundregion zum ersten Male einem Endkölbchen, welches in das Blutgefäßsystem vorspringt. Dieses Endorgan der Nephridien war stets vom Endothel des Blutgefäßes umgeben (Fig. 31, 32); innerhalb der Endkölbchen sind mindestens zwei Terminalorgane zu unterscheiden; jedes Terminalorgan ist mit einem eignen Lumen versehen; in einem Falle, bei *Cephalothrix linearis* BERGENDAL, konnte ich in einer Längsschnittserie die Anwesenheit einer Wimperflamme nachweisen (Fig. 33). Ein jedes Terminalorgan besteht aus mehreren Zellen, deren Grenze ich aber

nicht zu unterscheiden vermochte. Die Lumina der Endkölbchen führen, nachdem sie bei *Cephalothrix filiformis* die innere Ringmuskelschicht durchbrochen haben, in ein Gewebe, welches ringsum vom Parenchym des Leibes umgeben ist. Von der Umgebung ist das nephridiale Gewebe an den mit Pikro- und Indigokarmin gefärbten Objekten deutlich zu erkennen durch die grobkörnige Struktur seines Protoplasmas, welches blau erscheint, während das Parenchym mehr homogen rot gefärbt ist. Die Kerne des nephridialen Gewebes sind größer und weniger stark tingiert als die des umgebenden Gewebes (Fig. 34). An günstig konservierten Objekten, wie der Längsschnittserie BERGENDAL's konnte ich in diesem Gewebe unzweifelhaft Lumina wahrnehmen (Fig. 33). Zellgrenzen sind aber nicht zu unterscheiden; ob die obengenannten Lumina inter- oder intracellulär sind, konnte ich nicht beurteilen; es liegt aber keinerlei Grund vor, die intercelluläre Natur dieser Kanäle, die noch für keine andere Nemertine in Abrede gestellt worden ist, anzuzweifeln. Jedesmal ist dieser Zellenkomplex in ± 6 aufeinanderfolgenden Schnitten nachzuweisen, um plötzlich zu verschwinden und erst viel weiter, zugleich mit einem neuen Endkölbchen, wieder hervorzutreten (Fig. 52). Aus diesem nephridialen Gewebe führt ein Strang durch Längsmuskelschicht, äußere Ringmuskelschicht und Basalmembran in das Hautepithel hinaus (Fig. 20). Da aber meistens nur ein einziges Endkölbchen mit diesem nephridialen Gewebe zusammenhängt und nur ein Ausführungsgang hinausführt, müssen die vielen Lumina unzweifelhaft durch Schlingelung eines einzigen Lumens hervorgerufen sein.

Jedes Nephridium ist also folgendermaßen zusammengesetzt: ein (oder zwei) Endkölbchen, deren Lumina in ein einziges Kanälchen zusammenfließen; dieses Kanälchen bildet einen Knäuel im Bindegewebe und führt weiter über den lateralen Nervenstamm durch einen Ausführungsgang hinaus (Fig. 54, 55). In der Längsmuskelschicht konnte ich im Ausführungsgange nie ein Lumen wahrnehmen; deutlich aber sieht man das Lumen, wenn der Ductus die Basalmembran durchbrochen hat (Fig. 35). Bei allen von mir untersuchten *Cephalothrix*-Individuen ist das erste Endkölbchen auf beiden Seiten in der Mundregion zu suchen, ebenso wie der erste Ausführungsgang. Zwischen diesem ersten und dem folgenden Nephridium ist keine Kommunikation wahrzunehmen; jedesmal finden sich kombiniert in einigen, ungefähr 6, Schnitten, ein, höchstens zwei Endkölbchen, ein Knäuel und ein Ausführungsgang. Dann folgen

viele Schmitte, in denen nichts wahrzunehmen ist. Fig. 17 ist die Abbildung eines dieser Schmitte; das Bindegewebe, welches das laterale Blutgefäß umgibt, ist homogen; ein Lumen ist nicht zu unterscheiden, weder hier noch in der Längsmuskelschicht, bis endlich wieder ein nephridialer Komplex, wie oben beschrieben, auftaucht. Die Distanzen der aufeinanderfolgenden Nephridien wechseln sehr; auch ist keine Übereinstimmung in der Lage der Nephridien auf der linken und auf der rechten Seite wahrzunehmen.

Bei *Cephalothrix filiformis* und *C. linearis* verbreiten sich die Nephridialapparate bis in die Gegend der Gonaden; bei *C. rufifrons* waren im taschenlosen Enteronabschnitt keine Nephridien zu konstatieren, auch in der hintern Gonadengegend nicht.

Allem Anscheine nach haben wir also beim Genus *Cephalothrix* den im Nemertinenstamm einzig dastehenden Fall vor uns, daß ein Sammelkanal aller Nephridien fehlt. BERGENDAL hatte also recht, als er p. 734 seiner Abhandlung „Bör ordningar Palaeonemertini HUBRECHT uppdelas i tvänne ordningar Protonemertini och Mesonemertini?“ die negativen Resultate, zu welchen OUDEMANS und BÜRGER kamen, angesichts der Nephridien von *Cephalothrix* dem Fehlen eines Sammelkanals zuschrieb. Denn er sagt dort: „Att man hos detta släktet arter icke hittills funnit nephridier, kan lika väl bero på, att dessa äro mycket primitivt utbildade, som på att de försvunnit. I förra fallet skulle det väl vara sannolikt, att inga större stammar funnes hos detta släkte. Sedan nämligen nephridier påvisats hos *Geonemertes*, skulle eljes *Cephalothrix* blifva alldeles ensam i saknad af detta organsystem, etc.“¹⁾

Vielleicht hat OUDEMANS den Ausführungsgang eines wirklichen Nephridiums von *Cephalothrix* gesehen; in seinen Präparaten war die Farbe so sehr verschwunden, daß ich das von ihm beschriebene nicht nachprüfen konnte; nur die Endkölbchen waren noch sehr deutlich sichtbar.

Am nächsten mit *Cephalothrix* verwandt scheint mir der von BÖHMIG beschriebene nephridiale Apparat von *Stichostemma graecense*.

1) Daß man bei den Arten dieser Gattung bis jetzt keine Nephridien gefunden hat, kann ebensowohl darauf beruhen, daß diese sehr primitiv entwickelt sind, wie daß sie verschwunden sind. Im erstern Falle möchte es wohl wahrscheinlich sein, daß es bei dieser Gattung keine größern Stämme gibt. Seit man nämlich Nephridien bei *Geonemertes* gefunden hat, würde sonst *Cephalothrix* im Mangel dieses Organsystems ganz allein stehen.

Wie wir aus unserm Schema des Wassergefäßsystems sehen können, liegen die Nephridien viel zu weit auseinander, als daß sie durch Auflösung eines großen Geflechtes von Kanälen, wie wir dieses bei jungen *Stichostemma* und bei verschiedenen Plathelminthen wahrnehmen, entstanden sein könnten. Auch ist nie ein Rest anwesend, der auf einen solchen Vorgang deuten könnte. Daß aber phylogenetisch die Reihe von Einzelorganen aus einem einzigen, den ganzen Körper durchziehenden Excretionsorgan hervorgegangen ist, scheint mir nach der vorzüglichen Darlegung MEISENHEIMER's unzweifelhaft. „Die Verbindungen zwischen den zu einem Porus gehörigen Gefäßknäueln“ haben sich gelöst. Die von MEISENHEIMER, p. 298 gewünschte Form ist bei *Cephalothrix* vorgefunden worden und schließt sich direkt an die bei *Tricladen* beschriebenen Erscheinungen an.

Die in den verschiedenen Nemertinenordnungen auftretende Tendenz zur Auflösung dieses Verbandes ist bei *Cephalothrix* wohl am weitesten fortgeschritten: nirgends hat man wahrgenommen, daß ein einziges Endkölbchen stets nur einen Ausführungsgang hat. In dieser Hinsicht ist das Nephridium von *Cephalothrix* gewiß nicht primitiv. Das Vorhandensein der Knäuel dagegen muß als ein sehr primitives Merkmal gedeutet werden.

Auch in anderer Hinsicht hat das Wassergefäßsystem von *Cephalothrix* sich weiter differenziert als das von *Stichostemma*. Als primitiv im Nemertinenstamme müssen jedoch die Verhältnisse der Endkölbchen zum umgebenden Gewebe bei vielen Hoplonemertinen betrachtet werden. Hier liegen die Endorgane der Nephridien nicht wie bei *Stichostemma* und *Geonemertes* verbreitet im Körperparenchym, sondern bohren sich in die Blutgefäße von *Cephalothrix* hinein. Auch dieses Verhältnis ist ein Schritt vorwärts in der Entwicklungsrichtung der übrigen Nemertinen.

Ich komme also zu dem Schlusse, daß das Nephridium von *Cephalothrix* in gewisser Hinsicht Züge eines für Nemertinen sehr primitiven Entwicklungszustandes zeigt (die Wassergefäßknäuel), daß aber auf dieser primitiven Stufe schon dieselben Tendenzen sichtbar werden, welche im Hoplo- und Heteronemertinenstamme die Entwicklung der Nephridien beherrschen, nämlich das Zustandekommen eines nähern Kontaktes zwischen Wasser- und Blutgefäßsystem und die Bildung einer Segmentierung. Diese beiden Tendenzen haben bei *Cephalothrix* ihr Ziel wohl erreicht, denn 1. konnte ich außer den Endkölbchen in den Blutgefäßen keine Endorgane wahrnehmen, und 2. ist eine Auflösung des Nephridialapparats in

Einzelnephridien, mit nur einem Ausführungsgange und einem Endkölbchen, wohl die weiteste Differenzierung, welche in dieser Richtung möglich ist.

16. Die Gonaden.

Die ersten Angaben über diese Organe finden sich schon bei ÖRSTED, der in der Gattungsdiagnose von *Cephalothrix* schreibt: „Die Ovarien fangen erst an in einer Entfernung von der Mundöffnung, die ungefähr doppelt so weit ist, als die Entfernung derselben vom Ende des Körpers.“ Die Gonaden werden erst von KEFERSTEIN beschrieben als „Schläuche, welche sich zwischen die Darmtaschen schieben“ und weiter: „Jeder dieser Eierschläuche scheint sich mit einem Ausführungsgange durch die Körperwand nach aussen zu öffnen.“ Diese Beschreibung gilt für *C. ocellata*, deren Gonaden „ziemlich weit von diesen (Enden) noch entfernt ganz aufhörten“. Bei *C. longissima* liegen die Gonaden im mittlern Teil des Körpers.

M'INTOSH schreibt von seiner *C. linearis*: „the ova and spermatozoa are developed in a dense series of sacs (that give the animal a transverse barred aspect), which commence a short distance behind the mouth and continue nearly to the tip of the tail“, was in schroffem Gegensatz zu den Mitteilungen KEFERSTEIN's steht. Die Eier sind regelmäßig in Querreihen nebeneinander gelagert.

JOUBIN kann außerdem noch hinzufügen, daß die Ausführungsgänge ziemlich spät ausgebildet werden. Bei *C. bioculata* finden sich 3—4 Eizellen in jeder Gonade; das Alternieren von Gonaden und Darmtaschen wird erst von diesem Autor erwähnt für *C. bioculata*. BÜRGER weist darauf hin, daß im Gegensatze zu vielen andern Nemertinen bei *Cephalothrix* wie bei den Carinellen die Gonaden von den Geschlechtsprodukten ganz ausgefüllt werden. BÜRGER stimmt mit allen frühern Autoren darin überein, daß die Gonaden jederseits in nur einer Reihe vorhanden sind, während auch immer nur ein Sack zwischen zwei Darmtaschen sich findet. BÜRGER scheint die Meinung KEFERSTEIN's zu teilen, daß in der hintern Enteronabteilung Geschlechtssäcke fehlen, denn nachdem er erwähnt hat, daß *Carinoma* die gleichen Verhältnisse wie *Cephalothrix* zeigt, sagt er: „Sie [die Gonaden] sind aber auch noch in der Region des Enddarmes vorhanden.“

Es ist wohl kein Zweifel möglich, daß die Gonaden jederseits nur eine Reihe bilden, während zwischen je zwei Darmtaschen nur

ein Geschlechtssack sich vorfindet, der von den Geschlechtsprodukten ganz ausgefüllt wird.

Es standen mir nur weibliche Exemplare der untersuchten Arten zur Verfügung. Bei einigen Exemplaren sowohl von *C. filiformis* wie von *C. rufifrons* waren sie infolge der Größe der Eier so ausgedehnt, daß nicht nur die Eier sich abplatteten, sondern auch die Gonaden zusammenstießen. Daß dieser Zustand nicht immer vorhanden ist, zeigt Fig. 23, in der die Gonaden sehr deutlich durch eine Darmtasche voneinander getrennt werden. Die Strecke, in der Gonaden ausgebildet werden, scheint bei den verschiedenen Arten zu wechseln. Die geringe Übereinstimmung der zitierten Autoren möchte darauf beruhen, daß jeder eine andere Art im Auge gehabt hat; denn auch meine Arten wechseln sehr in dieser Hinsicht. Während bei *C. rufifrons* die Gonaden erst weit in der Enterongegend auftreten, und ebenso bei *C. linearis*, sind bei *C. filiformis* die Gonaden schon in der Vorderdarmregion zu finden, wie auch bei *C. aliena* PUNNETT. Die beiden Species stimmen auch darin noch überein, daß die Gonaden dorsolateral von den Gefäßen gelegen sind (Fig. 4) und dennoch in der Vorderdarmregion von der innern Ringmuskelschicht umschlossen werden. Die Lage der Ovarien den Blutgefäßen gegenüber wechselt aber sehr: BÜRGER bildet in seiner tab. 11 Schmitte durch die Gonadengegend von *C. linearis* und *C. bipunctata* ab, wo die Geschlechtssäcke (hier Hoden) alle medianwärts von den Gefäßen sich vorfinden. Dies ist auch bei meiner *C. rufifrons* der Fall (Fig. 23), *C. linearis* BERGENDAL stimmt aber mit *C. filiformis* und *aliena* überein (Fig. 21).

Wieweit sich die Gonaden in die Enterongegend ausdehnen, habe ich nur bei *C. rufifrons* beobachten können. Hier waren die Gonaden bis zum Anus vorhanden, obgleich Darmtaschen fehlten. Nach den Angaben von M'INTOSH scheint *C. filiformis* die weite Ausdehnung der Geschlechtssäcke im Hinterende des Körpers mit *C. rufifrons* zu teilen. Es weicht jedoch, wie ich aus den oben zitierten Sätzen folgere, dieser Befund von BÜRGER's Meinung ab.

Die Gonaden waren stets zwischen Darmwand, Blutgefäß und innerer Längsmuskelschicht wie eingeschlossen. Das Parenchym war an diesen Stellen ganz verschwunden. Die Figg. 4 u. 21, von *C. filiformis* und *linearis* BERGENDAL, zeigen dieses Verhalten, das aber in den Figg. 22 u. 23 von *C. rufifrons* am schönsten hervortritt.

Ausführungsgänge waren nicht ausgebildet.

Die abweichende Lage der Gonaden den Blutgefäßen gegenüber von *C. linearis* BERGENDAL im Vergleich mit der gleichnamigen Species BÜRGER's ist wohl nicht bloß ein Geschlechtscharakter. Dagegen spricht die übereinstimmende Lage der Gonaden in den einander so nahe verwandten Species *filiformis* und *aliena* und die abweichende Lage bei *C. rufifrons*, welche Fig. 23 demonstriert.

Daß die Gonaden von der innern Ringmuskelschicht umgeben werden, ist eine Tatsache, die gewiß nicht unbemerkt bleiben sollte. Diese Lage darf wohl sehr primitiv genannt werden, denn sie erinnert an die Zeit, da die innere Ringmuskelschicht noch einen Teil des Hautmuskelschlauches bildete. BERGENDAL hat dies bei *Procarinina atavia* zum ersten Male ausgesprochen; ich behaupte, daß die Lage der Gonaden bei *C. filiformis* und wahrscheinlich auch bei *C. aliena* eine Stütze für seine Meinung abgibt.

Cephalothrix hat die regelmäßige Stellung der Gonaden gemein mit den meisten Paläonemertinen; auch bei ihnen findet man jederseits die regelmäßige Stellung in einer Reihe und wechseln Darmtaschen und Gonaden miteinander ab.

Soweit mir bekannt ist, weicht in dieser Hinsicht nur *Carinella* ab, denn in dem Kreise dieser Gattung, welche auch der Darmtaschen entbehren soll, finden sich ebensogut Arten, welche mehrere Gonaden jederseits auf einem Querschnitte zeigen (BÜRGER, 1895, fig. 18, tab. 12), wie Arten mit jederseits nur einer Reihe von Geschlechtssäcken. Eben *Carinella linearis*, der Darmtaschen fehlen, gehört zu diesen vom Paläonemertinentypus nicht abweichenden Arten. Daß andern, höher organisierten Arten diese Reihenfolge der Gonaden fehlt, darauf sei ausdrücklich hingewiesen. Denn die Tatsache, daß bei Formen wie *Carinesta* und *Procarinina*, welche ebenso wie *Carinella linearis* ein taschenloses Enteron besitzen, wie bei letztgenannter Species die Gonaden in einer Reihe liegen, während bei den höher organisierten Carinellen dies nicht der Fall ist, steht in Widerspruch mit den Voraussetzungen der Gonocöltheorie.

17. Das Nervensystem.

Das Gehirn dieser Gattung ist schon sehr lange bekannt. ÖRSTED (1844) hat es bereits gesehen und seine Lage beschrieben. Wie zahlreiche Forscher nach ihm irrte er aber in der Deutung dieser Gebilde, welche er Herzen nannte. Seine kurze Beschreibung, welche sich auf *Astemma rufifrons* bezieht, lautet: „daß die Herzen

in einer Entfernung vom Kopfe liegen, die ebenso groß ist als ihre eigene Länge“.

Zwei Jahre später erkannte QUATREFAGES die wahre Natur der von ÖRSTED beschriebenen Organe. Er sagt p. 208 (1846): „Le cerveau est formé de deux lobes en massue, inclinés l'un vers l'autre en avant, et réunis par une bandelette étroite et longue.“ Ihm waren also die Gehirnganglien und wahrscheinlich auch die dorsale Gehirncommissur bekannt.

KEFERSTEIN (1863) konnte bereits dorsale und ventrale Gehirnganglien unterscheiden. Ihre Lage einander gegenüber beschreibt er für *C. ocellata* folgendermaßen: „Die obere Masse liegt fast ganz vor der unteren und giebt vorn einen grossen Nerven ab, die untere Masse verjüngt sich allmählich zum Seitennerven und der Bauchcommissur ist mindestens noch einmal so breit wie die Rückencommissur.“ Ebensowohl bei *C. ocellata* wie bei *C. longissima* liegt das Gehirn um etwa die dreifache Kopfbreite von der Kopfspitze entfernt. Die kollosalen Kopfnerven waren KEFERSTEIN bekannt, ohne daß er die wahre Natur dieser Gebilde erkannte. Vier Kopfnerven sah er dem Gehirn nach vorn entspringen und zwei dieser Nerven in die paarigen Gebilde übergehen, welche er folgenderweise beschreibt: „... aber vorn im Kopfe vom Hirn bis zur Spitze liegen neben einander zwei ovale, vorn zugespitzte Körper, die nur dem Rüssel zwischen sich den Durchtritt gestatten, sonst aber den Kopf dort ganz ausfüllen, die vielleicht mit den Seitenorganen der beiden übrigen Nemertinen verglichen werden könnten.“ Diese Beschreibung bezieht sich auf *C. longissima*; Angaben über solche Organe bei *C. ocellata* fehlen.

M'INTOSH (1869) schließt sich in der Beschreibung der Gehirnganglia genau an KEFERSTEIN an. „In *Cephalothrix*, the peculiarity of the ganglia (as first pointed out by Prof. KEFERSTEIN) is the advance of the almondshaped upper lobes, so that the superior commissure is quite in front of the inferior (tab. 13, fig. 1).“ Die abweichende Lage der Seitenstämme wird dagegen zum ersten Male beschrieben. „The lateral nerves are placed between an isolated longitudinal fasciculus and the great longitudinal muscular coat of the worm.“

Die Beschreibung des Nervensystems dieser Gattung in der chronologisch dieser Arbeit folgenden „Monograph of British Anne-lids“ ist ganz gleichlautend.

Die kurzen Angaben HUBRECHT'S (1879) stimmen mit denen von

M'INTOSH überein. In der Gattungsdiagnose wird aber zum ersten Male das Fehlen des „posterior respiratory lobe“ erwähnt.

Auch in JOUBIN's „Recherches sur les Turbellariés des Côtes de France“ (1890) finden wir diese Merkmale wieder. „Cerveau dépourvu de lobes postérieurs (sacs). La bouche située très en arrière des ganglions, dont la commissure dorsale est en avant de la ventrale (HUBRECHT). ... D'après HUBRECHT, les nerfs latéraux seraient placés entre le revêtement musculaire longitudinal et une bande interne isolée de fibres.“ Letztere Angabe stimmt auch mit den sich auf *C. linearis* beziehenden Figuren, die erstere aber nicht mit der Beschreibung des Gehirns dieser Art. Er sagt p. 479: „Pour M'INTOSH, les sacs céphaliques sont complètement absents. DEWOLETZKY ... ne fait pas, que je sache, mention de cet organe chez les *Cephalothrix*. Ils existent cependant et ressemblent beaucoup à ce que cet auteur a signalé chez *Carinella annulata*.“ Den andern *Cephalothrix*-Arten soll auch nach JOUBIN eine hintere Gehirnanschwellung fehlen. 1894 schreibt er aber wieder: „Le cerveau est dépourvu de lobes postérieures.“ Die Lage der Seitenstämme wird jetzt aber nach CARUS gegeben und lautet: „Nervi laterales inter stratum musculorum longitudinale et stratum externum singulum fibrosum“, was für das Nervengewebe keinen Unterschied macht, für die Deutung der Muskelschichten aber wohl.

Genauere Betrachtung als bei einem dieser Autoren fand das Nervengewebe in der BÜRGER'schen Monographie. „Trotzdem aber die Cerebralorgane fehlen, sind ausser den ventralen auch die dorsalen Ganglien des Gehirns wohl entwickelt, eine Erscheinung, die uns lehrt, daß die Entwicklung der dorsalen Ganglien nicht unbedingt von der Anwesenheit der Cerebralorgane abhängt, obwohl es nicht zu erkennen ist, dass mit der höheren Organisation der Cerebralorgane das Wachsthum der dorsalen Ganglien, namentlich ihre Verlängerung nach hinten, zunimmt.“ BÜRGER beschreibt weiter das Vorhandensein zweier Hirncommissuren, welche im Vergleich zu denen der Protonemertinen kurz sind. „Der Ganglienzellbelag des Gehirns und der Seitenstämme setzt sich aus kleinen Zellen zusammen. Er ... fehlt ... an der Innenfläche und lässt ausserdem die untere Fläche der ventralen Commissur frei. Es ist der Ganglienbelag ... besonders angehäuft um die hintern Zipfel der dorsalen Ganglien.“ BÜRGER beschreibt auch vier Kopfnerven, welche den Blutgefäßen eng anliegen und denen ein sehr starker Ganglienzellbelag begleitet. Die Seitenstämme sind in der innern Längs-

muskelschicht eingebettet und verlaufen genau in der seitlichen Mittellinie.

C. signata weicht ziemlich stark von diesen Verhältnissen ab. Das Gehirn liegt nicht neben, sondern unter dem Rhynchocölon. Am hintern Ende sind die dorsalen Ganglien gegabelt: der kleine obere Zipfel ist „von einer grossen Fülle von Ganglienzellen jenes kleinsten Typus, wie er sich am hinteren Ende der dorsalen Ganglien z. B. bei *Cerebratulus* findet, umgeben“. „Mit einem Worte,“ sagt BÜRGER, „die dorsalen Ganglien von *C. signata* sind im Kleinen getreue Nachbildungen derjenigen einer Heteronemertine mit hochentwickelten Cerebralorganen.“ Außerdem sondern sich ganz vorn zwei große Ganglienzellhaufen, die ein Faserzentrum aufweisen und „mitten in die Längsmuskelschicht zu liegen kommen“ von den dorsalen Ganglien ab. BÜRGER erinnert an die zur Innervierung der Kopfspalten dienenden Ganglienzellhaufen der Heteronemertinen.

Ganz merkwürdig ist in dieser Beschreibung der Ursprung der Seitenstämme. „Aus den ventralen Ganglien biegen sich die Seitenstämme über dem hintersten Ende des (grösseren) unteren Zipfels der dorsalen Ganglien seitlich in der Weise ab, wie sie für viele Lineiden charakteristisch ist.“

Auch ist der Ganglienzellenbelag des Gehirns bei *C. signata* mehr differenziert als bei den übrigen Arten. BÜRGER konnte die drei für Heteronemertinen typischen Zellarten nachweisen.

In demselben Jahre erschien eine Arbeit von VERRILL (1895), in der eine *Cephalothrix linearis* beschrieben wurde. Auch dort heisst es: „Superior ganglions and commissure situated decidedly in front of inferior ones.“

Die jetzt folgende Arbeit JORBIN'S (1897) brachte uns nichts Neues. Daß er schreibt: „... les Mesonemertini; chez lesquelles les nerfs latéraux sont situés dans l'épaisseur des fibres de la couche circulaire“, wird wohl auf einen Schreibfehler zurückgeführt werden müssen.

In BRONN'S Klassen und Ordnungen (1898) hat BÜRGER das Nervensystem der *Cephalothrix*-Arten wiederum ausführlich berücksichtigt, bietet aber keine neuen Daten.

Ein wenig überraschend ist nach alledem der Hinweis BERGENDAL'S auf das Gehirn von *Cephalothrix*, wo er dieses Organsystem in der Paläonemertinen-Gattung *Callinera* beschreibt (1900c). Und auch wenn er über das Gehirn der Mesonemertini spricht (1900b, p. 732) lesen wir: „Hjärnan af *Cephalothrix* visar ganska stor likhet

med *Callinera*.“¹⁾ Im Gegensatz zu BÜRGER weist BERGENDAL also auf eine Verwandtschaft mit gewissen Protonemertinen, gerade im Nervensystem, hin.

Das Gehirn der von PUNNETT (1902) neu beschriebenen *C. aliena* scheint keine Abweichungen aufzuweisen. Die kurze Beschreibung lautet: „The nervous system is poorly developed. The brain is small and the ventral ganglion is as large as the dorsal. The ventral commissure is fairly stout, the dorsal commissure is weak.“ BERGENDAL hat in seiner *Carinoma*-Arbeit (1903) *Cephalothrix* abermals ausführlich besprochen. Neue Tatsachen finden sich dort nicht; nur weist BERGENDAL nachdrücklich darauf hin, daß das Gehirn dieser Gattung sich in der innern Längsmuskelschicht vorfindet, im Gegensatz zu *Carinoma*, wo es in der äußern Längsmuskelschicht eingebettet ist.

Auch die kurze Speciesbeschreibung von COE (1905) bietet nichts Neues. „Brain situated well behind tip of snout.“

Der mediane Rückennerv findet nur bei BÜRGER Berücksichtigung. Er sagt (1895, p. 120): „Bei *Cephalothrix* ist nur der obere Rückennerv festzustellen (tab. 14, fig. 16—18, 20 u. f.). Dieselbe verläuft in der Medianebene des Körpers, aber ausserhalb der Ringmuskelschicht, zwischen dieser und der äusserst feinen Grundsicht. Es hat mithin, während die Seitenstämme nach innen wanderten, der Rückennerv dieselbe Lage inne behalten wie bei den Protonemertinen.“ Für *C. signata* lautet die Beschreibung (p. 123): „Der obere Rückennerv liegt ausserhalb der Ringmusculatur. Von ihm gehen Fasern an das Rhynchocölom ab, jedoch kommt es nicht zur Bildung eines unteren, dem Rhynchocölom aufliegenden Rückennerven.“

Dieselbe Stellung, wie hier beschrieben, nimmt auch der Rückennerv von *C. aliena* ein. PUNNETT (1901) beschreibt ihn folgendermaßen: „A well marked median dorsal nerve is present between the basement membrane and circular muscle layer.“

Die Rüsselnerven finden ebenso erst in BÜRGER einen Beobachter; er konnte sie aber nicht genau wahrnehmen. „Nervöse Elemente befinden sich im Rüssel von *Cephalothrix* unter dem inneren Epithel. Ich vermute, dass zwei Rüsselnerven sich dort zu einer Nervenschicht ausbreiten — indess habe ich die vom Gehirn in den Rüssel

1) Das Gehirn von *Cephalothrix* zeigt ganz große Ähnlichkeit mit dem von *Callinera*.

abgehenden Nerven nicht genau feststellen können“ (BÜRGER, 1895, p. 121). Weitere Angaben, die sich auf diese Nerven beziehen, kenne ich nicht.

Die Schlundnerven sind dagegen genauer bekannt. Auch hier ist es BÜRGER, der sie zum ersten Male beschrieben und auf ihr eigentümliches Verhalten hingewiesen hat. „Die beiden Schlundnerven entspringen hinter der ventralen Gehirncommissur aus den ventralen Ganglien an ihrer medialen Fläche und bilden sofort eine Commissur; aus dieser Commissur gehen sie aber nicht wieder getrennt, sondern unpaar hervor: . . . (tab. 11, fig. 17). Erst unmittelbar vor der Mundöffnung spaltet sich der Strang und je eine Hälfte desselben legt sich der Mundwand seitlich an (tab. 11, fig. 18). Wir verfolgen das Nervenpaar über den Mund hinaus noch am Vorderdarm nach hinten und bemerken, dass sich die beiden Nerven immer weiter an die ventrale Fläche der Vorderdarmwand hinabsenken und schließlich unter dem Vorderdarm durch eine starke, ziemlich lange Commissur verbunden werden. Aus dieser Commissur setzen sich zwei dünnere Nervenstränge als die, welche vorher die Commissur verknüpfte, weiter nach hinten fort. Sie liegen einander nahe an der ventralen Fläche des Vorderdarmes, werden fortgesetzt dünner und sind endlich nicht mehr zu constatiren“ (1895, p. 121).

Bei *Cephalothrix signata* verhalten sie sich aber sehr abweichend. „Das Schlundnervenpaar ist kurz; es entspringt aus einer dicken Commissur, welche die ventralen Ganglien hinter der Hauptcommissur eingehen. Die beiden Nervenstämme vereinigen sich nicht, legen sich der Mundwand seitlich an und sinken an den ventralen Umfang des Vorderdarmes hinab (tab. 11, fig. 13 u. 14). Angaben über einen Bauchnerven fehlen.

„Nervenschichten“, sagt BÜRGER ausdrücklich, „finden sich nicht bei irgend einer Art der Meso- oder Metanemertinen“ (1895, p. 361). PUNNETT meint sie aber bei *C. aliena* aufgefunden zu haben (1901). Er sagt: „There is also between these two layers¹⁾ of the body wall what appears to be an exceedingly delicate layer of nerve fibrils, and minute twigs may be observed piercing the basement membrane to reach the epithelium above.“

Das Gehirn.

Das Gehirn der von mir untersuchten Arten ist sehr einförmig gebaut und weist nur Verschiedenheiten von untergeordneter Be-

1) Basement membrane and circular muscle layer.

deutung auf. Es ist sehr mächtig entwickelt. Eine Orientierung über die Lage dieses Organs im Kopfe von *C. filiformis* gibt Fig. 15. Die Gehirnganglien sowie ihre Commissuren liegen in der innern Längsmuskelschicht, deren Fasern wir also nach innen und nach außen des Gehirns finden. Ein äußeres Neurilemma ist nicht vorhanden; das Bindegewebe der Muskelschichten setzt sich also unvermittelt fort in den Ganglienzellenbelag des Gehirns.

Fig. 15 bietet ein für *Cephalothrix* abweichendes Verhältnis dar. In diesem Querschnitt sind die dorsale und die ventrale Commissur zusammen abgebildet worden. Es sei aber ausdrücklich bemerkt, daß *C. filiformis* nicht von den andern *Cephalothrix*-Arten, wie *C. linearis* und *C. rufifrons*, abweicht. Die dorsale Gehirncommissur ist auch bei *C. filiformis* vor der ventralen gelagert; sie befindet sich nur nicht so weit nach vorn wie bei den beiden andern Arten. Das Rhynchodäum zeigt ebenso wie das Gehirn in Fig. 15, daß dieser Schnitt in dorsoventraler Richtung schräg geführt ist und die ventrale Partie also der dorsalen gegenüber voran ist.

Eine Zerlegung der Gehirnmasse in dorsale und ventrale Ganglien ist noch gar nicht eingetreten. Der Ganglienzellenbelag, welcher nie an der Innenseite der Faserkerne vorhanden ist, bildet eine einheitliche Masse, die sich ziemlich gleichmäßig abgerundet hat und dem Kontur des Leibes folgt, von gesonderten Ganglien ist noch keine Spur vorhanden. Nach vorn setzen sie sich fort in die nervöse Schicht des Kopfes, nach hinten verlängern sie sich in die Seitenstämme. Die Trennung der Gehirnmasse tritt dorsal ziemlich früh auf, jedenfalls viel früher als die ventrale Trennung. Wir können also erst ziemlich weit nach hinten erkennen, daß das Gehirn der Gattung *Cephalothrix* paarig zusammengesetzt ist.

Betrachten wir jetzt aber die Faserkerne, so werden wir sehen, daß die geringe äußerliche Differenzierung im Faserstamm absolut nicht mehr vorhanden ist. Textfig. A zeigt an aufeinanderfolgenden Querschnitten die Lage der Faserstämme im Gehirn von *C. linearis*; *C. rufifrons* und *C. filiformis* schließen sich in den meisten Punkten genau an *C. linearis* an.

In Fig. A 1 sind die beiden Kopfnerven der rechten Seite angegeben worden, zwischen denen sich das Blutgefäß vorfindet. Fig. A 2, zwei Schnitte weiter, der 3. Schnitt also, zeigt deutlich die Anschwellung der Basen dieser Nerven, die sich in dem 6. Schnitte (Fig. A 3) geändert haben. Zum ventralen Nerven haben sich zwei kleinere Nerven gefügt, die jetzt miteinander commissurieren, deren

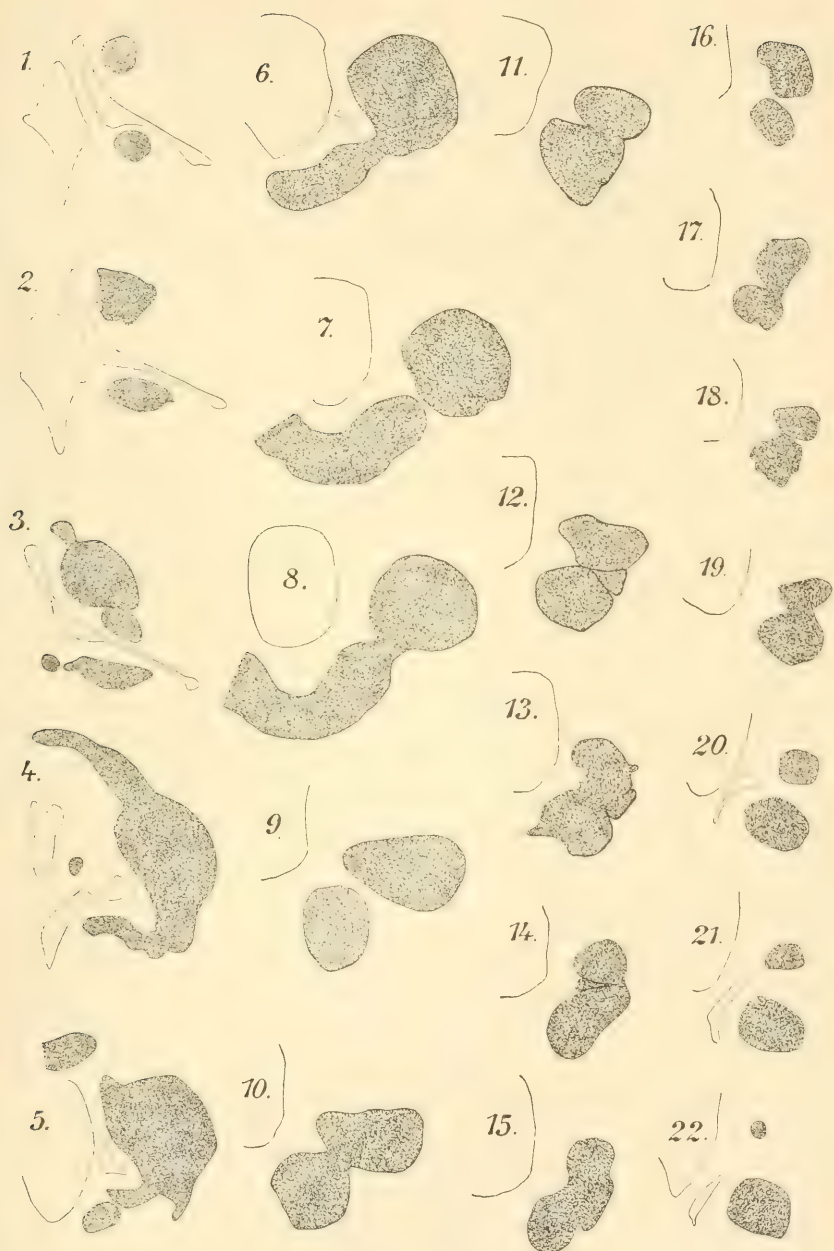


Fig. A.

einer der Rüsselnerve ist. Der dorsale Nerv ist zum dorsalen Ganglion geworden, das die dorsale Commissur zu bilden anfängt. Diese ist in dem 9. Schnitte (Fig. A 4) ausgebildet. Die Nervenfasern sind in ihr bogenförmig angeordnet. Die dorsale Commissur ist ziemlich kurz und schmal. Sie tritt immer zusammen mit der Anheftung des Rüssels auf. Die dorsalen Ganglien sind ganz enorm angeschwollen und hängen mit den ventralen Faserstämmen zusammen. Die bogenförmigen Fasern dieser Commissur haben das Blutgefäß verdrängt, das man in der Folge stets an der medialen Wand der Gehirnganglien vor der Übergangsstelle der dorsalen in die ventralen Faserkerne findet.

Im 11. Schnitte ist die dorsale Commissur nicht mehr mit den großen Ganglien verbunden (Fig. A 5). Letztere sind noch größer als im vorigen Schnitte; die Wurzeln der ventralen Nerven sind nicht mehr miteinander verschmolzen und commissurieren auch nur zum Teile mit den dorsalen Ganglien. Zwei Schnitte weiter (Fig. A 6) sind sie aber alle in die vordersten Teile der ventralen Commissur aufgenommen worden. Der Zusammenhang der dorsalen und ventralen Ganglien ist ziemlich breit, die ventrale Commissur ist aber noch nicht zustande gekommen. Die dorsalen Faserkerne haben ihren größten Umfang erreicht. Sie liegen noch immer an den Seiten des Rhynchocöloms, in derselben Ebene wie dessen Unterseite. Jetzt beginnen sie an Größe abzunehmen. Die ventralen Ganglien dagegen stehen in ihrem Umfange gegen die dorsalen weit zurück. Sie sind in diesem Schnitte sowie in den nächstfolgenden noch ganz in die ventrale Commissur aufgenommen und treten erst hervor, wenn diese aufgehoben ist. Nur im Verlauf der Fasern kann man Ganglien und Commissur unterscheiden. Eine ziemlich breite Commissur zwischen dorsalen und ventralen Ganglien ist in unserer Fig. A 6 abgebildet. In dem folgenden (15.) Schnitte (Fig. A 7) ist sie aber wieder aufgelöst. Das dorsale Ganglion ist von der ventralen Commissur deutlich getrennt durch das in diesem Schnitte scharf hervortretende Neurilemma. Dagegen ist die ventrale Commissur zustande gekommen. Die ventralen Faserkerne können nur schwer in ihnen unterschieden werden; sie sind beinahe nicht abgesetzt gegen die kurze Commissur, die dieselbe Breite hat wie die Ganglien. Fig. A 8 (Schnitt 17) zeigt uns den Unterschied noch weniger deutlich. Es ist, als ob eine große, bogenförmige Commissur zwischen den dorsalen Ganglien vorhanden wäre. In den nun folgenden Schnitten wird aber die ventrale Commissur aufgehoben

und treten die ventralen Ganglien deutlicher hervor. Auch die laterale Commissur der Ganglien verschwindet, so daß wir im 20. Schnitte (Fig. A 9) zwei getrennte Faserkerne wiederfinden, welche das dorsale und das ventrale Ganglion repräsentieren. Das dorsale Ganglion ist immer noch das größere. Ihre große Breite fällt besonders ins Auge, auch wenn man diesen Schnitt mit der vorhergehenden Fig. A 8 vergleicht. Im folgenden Schnitte (Fig. A 10) sind diese Verhältnisse ungefähr dieselben geblieben. Die beiden Ganglien hängen aber wieder zusammen, was in den beiden folgenden Schnitten noch mehr der Fall ist (Fig. A 11); dort aber ist der ventrale Faserstamm der größere. An ihrer Außenseite kann man eine Andeutung der im 24. Schnitte (Fig. A 12) erreichten Auflösung dieses Kernes in zwei Abschnitte finden. Der mittlere, kleinere Abschnitt fließt im 25. Schnitte mit dem dorsalen Ganglion zusammen, das dort (Fig. A 13) auch mit dem ventralen wieder commissuriert. Im 27. Schnitte (Fig. A 14) ist diese Commissur wieder zum Teil aufgehoben, wiederholt sich aber gerade derselbe Prozeß, jetzt an der Innenseite der Faserkerne. Im 28. Schnitte ist der Zusammenhang aber so vollkommen (Fig. A 15), daß man meint, einen einzigen Faserstamm vor sich zu sehen. Die Beschreibung des Gehirns ist an der Hand einer Schnittserie von *Cephalothrix linearis* gegeben worden, könnte sich aber ebensogut auf *C. rufifrons* oder *filiformis* beziehen, nur daß die dorsale Commissur bei *C. filiformis* nicht so weit nach vorn gerückt ist wie bei den beiden andern Arten.

Der in den Fig. A 11—15 wiedergegebene komplizierte Zusammenhang der dorsalen und ventralen Ganglien ist auch bei *C. filiformis* und *rufifrons* vorhanden. Er gestaltet sich dort ebenso, wie Fig. 56, 57 u. 58 für *C. rufifrons* zeigen. Es sind zwei breite Commissuren vorhanden, die vordere an der Außenseite der Ganglien, die hintere an der Innenseite. Sie sind so breit wie die Ganglien selbst, was in Fig. A 15 und Fig. 58 besonders deutlich ist. Nach diesem doppelten Zusammenhange gehen die Faserkerne wiederum auseinander, um bei *C. filiformis* und *rufifrons* noch einmal zu commissurieren und sich dann auf immer zu trennen. Bei *C. linearis* tritt nach 5 Schnitten (33) (Fig. A 17) und später noch einmal (Schnitt 37, Fig. A 19) ein kurzer Zusammenhang auf, der aber nie zu solchen Bildern wie den oben beschriebenen führt. Die dorsalen Faserstämme nehmen sehr rasch an Größe ab und verschwinden in

dem Ganglienzellenbelag, der sich zum Belag der Seitenstämme verschmälert.

Eine Zergliederung der Ganglienzellenmasse, wie sie BÜRGER für *C. signata* abgebildet hat, fehlt also bei den andern *Cephalothrix*-Species, ebenso die Gabelung der hintern Zipfel der Faserkerne der dorsalen Ganglien. Weder bei *C. filiformis* noch bei *C. linearis* oder *rufifrons* findet sie sich. Der so wechselnde Zusammenhang zwischen den dorsalen und ventralen Ganglien dagegen ist sehr charakteristisch, hauptsächlich weil er in dieser Gattung so sehr konstant zu sein scheint.

Auch die relative Länge der dorsalen Ganglien tritt besonders deutlich hervor. Ihre Hauptentwicklung liegt jedoch ganz vor der ventralen Commissur, aus der erst die ventralen Ganglien hervorgehen. Über den ventralen Ganglien liegen nur die sehr verlängerten Zipfel der dorsalen Ganglien, die viele Male noch mit den ventralen commissurieren. Die enorme Entwicklung der dorsalen Ganglien den ventralen gegenüber ebenso wie die mächtige Gehirnentwicklung im allgemeinen verdienen besondere Beobachtung in einer Gattung, der die Cerebralorgane fehlen.

Der Ganglienzellenbelag.

Ebensowenig wie BÜRGER habe ich bei den untersuchten Arten die vier für Heteronemertinen charakteristischen Ganglientypen auffinden können. Neurochorde sind in dieser Gattung nicht vorhanden. Besondere Aufmerksamkeit habe ich aber den drei andern Zelltypen gewidmet, von denen BÜRGER zwei, die zweite und dritte Zellart, bei den *Cephalothrix*-Arten s. str. nachgewiesen hat, während der *C. signata* auch der erste Zelltypus nicht fehlen soll. Ich kann aber nur die Angabe BÜRGER's bestätigen, daß im Gehirn der von mir untersuchten Arten nur zwei Ganglienzellarten vorhanden sind. Die kleinere Art, welche ich dem Ganglientypus II der Heteronemertinen an die Seite stelle, ist die am allgemeinsten vorhandene und bildet die Hauptmasse des Ganglienzellenbelags der dorsalen und der ventralen Gehirnmassen. Sie sind deutlich fächerförmig angeordnet, keineswegs aber gleichmäßig über die Schnitte verbreitet.

Die Ganglienzellen sind nur an bestimmten Stellen zu Haufen vereinigt. So finden wir sie in der Hauptsache nur an drei Stellen und auch dort nicht überall in gleichgroßer Menge. An der Innenseite der Gehirnmassen fehlen sie immer, so daß dort die Fasermasse in direktem Kontakt mit dem Muskelgewebe ist. Auch an

den lateralen Seiten der dorsalen Ganglien, über der dorsalen Commissur, unter der ganzen ventralen Commissur sowie unter dem ventralen Faserstamm der Ganglien fehlen meistens die Ganglienzellen: eine bindegewebige Hülle ist an der Außenseite aber stets vorhanden und geradezu sehr gut entwickelt. Die Ganglienzellen haben sich aber angehäuft zwischen den Faserkernen der dorsalen und ventralen Ganglien, welche ich die interlobuläre Masse nenne, über dem dorsalen Zipfel des dorsalen Ganglions und, in viel geringerer Zahl, an der medianen Seite des ventralen Faserstammes. Nach der Nervenschicht des Kopfes hin verbreiten sich die Ganglienzellen gleichmäßig in zunehmender Anzahl, hauptsächlich ventral. Die Möglichkeit, daß dort vielleicht ein kleinerer Belagstypus, der Farbstoffe mehr speichert, vorhanden ist, kann ich nicht ausschließen; die mit Hämatoxylin gefärbten Schnitte von *C. linearis* weisen darauf hin. Bei *C. rufifrons* und *filiformis* habe ich eine derartige Differenzierung nicht wiedertinden können. Wenn aber die genannten Zellen den Ganglienzelltypus I der Heteronemertinen repräsentieren, so finden wir sie doch an ganz anderer Stelle als bei *C. signata*. Es ist aber sehr gut möglich, daß die dichte Anhäufung dieser Zellen ihre unregelmäßige Stellung und dunklere Farbe nur vortäuscht. Jedenfalls sind diese Zellen, wie ich jetzt schon hervorhebe, in der Nervenschicht des Kopfes nicht vorhanden.

Der Ganglienzelltypus III ist bei den untersuchten Arten sehr verbreitet. Die Zelleiber kann man immer deutlich unterscheiden, ebenso wie die bindegewebige Scheide der Zellen. Ihr meist runder Kern ist exzentrisch gelagert und größer als der der andern Ganglienzellen. Auch diese Zellen sind in den dorsalen und den ventralen Ganglien vorhanden, hauptsächlich aber in den dorsalen. Ihre Größe wechselt sehr. Die beiden Figg. 38 und 39 zeigen eine Riesenzelle, resp. eine Zelle von mittlerer Größe; vielfach sind aber auch kleinere vorhanden. Besonders reich an dieser Zellart ist der hintere Zipfel des dorsalen Ganglions, der auch, nachdem sein Faserkern verschwunden ist, noch immer an diesen Zellen zu erkennen ist. In der interlobulären Ganglienzellenmasse sind sie dagegen nur sehr spärlich, wenn überhaupt, vorhanden; die größern Formen fehlen dort gewiß. Im Gegensatz zum zweiten Typus sind in den seitlichen Partien der dorsalen Ganglien einige Zellen des dritten Typus um den Faserkern herum nachzuweisen, die ihre Fortsätze dem Faserkerne zusenden. Im ventralen Ganglion ist dieser Typus aber viel weniger vertreten. Zum ersten Male treffen wir sie an

in den Wurzeln der Rüsselnerven als ein Paar riesiger Zellen. Nach der ventralen Commissur tritt wieder ein Paar dieser Zellen auf, und wo der unpaare Schlundnerv aus der Commissur entsteht, liegt das dritte Paar an derselben Stelle. Diese Riesenzellen werden vereinzelt auch in den hintern Spitzen der dorsalen Ganglien wiedergefunden. Wäre nicht das Neurochord abwesend, so hätte man gewiß diese Zellen zum vierten von den BÜRGER'schen Ganglienzelltypen rechnen müssen. Trotz genauester Untersuchung habe ich aber nichts finden können, was auf die Anwesenheit von Neurochorden hätte hinweisen können. Wie aus Fig. 38 und 39 ersichtlich ist, ist der Größenunterschied dieser Zellen und des gewöhnlichen Typus III aber so groß, daß man sie sofort unterscheiden kann. Vielfach wird die Riesenzelle von einigen Zellen des dritten Typus (Schlundnerven, ventrale Commissur und dorsale Ganglien) begleitet und umschlossen. In der ventralen Ganglienzellenanhäufung sind auch Zellen des gewöhnlichen dritten Typus vorhanden, aber auch hier nur vereinzelt.

Die Seitenstämme.

Die Seitenstämme sind ebenso wie das Gehirn und die Kopfnerven in die innere Längsmuskelschicht eingebettet, die sie an keiner Stelle verlassen.

Durch Abnahme des Ganglienzellenbelags gehen sie allmählich aus den ventralen Ganglien hervor. Wie bei diesen und besonders in den dorsalen Ganglien sind die Ganglienzellen nur an den dorsalen und ventralen Seiten der Faserkerne vorhanden, eingebettet also in die schmalen bindegewebigen Septen, die die Seitenstämme gleichsam in der Längsmuskelschicht aufhängen.

In der ziemlich langen Region vor dem Mundanfang liegen die Seitenstämme geradezu lateral und zur Seite der Blutgefäße. Wenn aber diese durch das Hervortreten des Mundes nach oben verdrängt werden, behalten die Seitenstämme ihre Lage bei, um erst nach und nach mit den Blutgefäßen vor deren ventralen Rande mehr ventralwärts zu wandern. Am Ende der Vorderdarmregion bei *C. filiformis* und ebenso in der Gonadengegend der andern Arten erscheinen sie nach der ventralen Seite verschoben (Fig. 4), wahrscheinlich infolge der Mächtigkeit dieser Drüsen. Bei *C. rufifrons* finden wir sie in der Schwanzgegend wieder ventrolateral, überall aber auch ventral von den Blutgefäßen. Diese konstante Lagerung der Seitenstämme den Blutgefäßen gegenüber hat es mir ermög-

licht, wie ich S. 485 schon ausführlich betont habe, die Lage der Analcommissur zu ermitteln. Bei *Cephalothrix rufifrons* liegt diese, ebenso wie die Blutgefäßcommissur, ventral und hinter dem Anus (Fig. 53).

Die Kopfnerven.

Die schon seit lange bekannten Kopfnerven der Gattung *Cephalothrix* sind immer in der Vierzahl vorhanden.

Wie auch BÜRGER sie beschreibt, liegen sie, d. h. ihre Faserkerne, im Viereck in der Mitte des Kopfes, zwei über und zwei unter den Blutgefäßen. Die Lage der dorsalen Gehirnganglien noch vor den ventralen hat eine relative Kürze der dorsalen Faserstämme den ventralen gegenüber zur Folge. Die dorsalen Faserstämme sind aber sehr kurz und lösen sich bald in das umgebende Gewebe auf. Es begleitet die Kopfnerven nämlich ein sehr mächtiger Ganglienzellenbelag, welcher sich als die direkte Fortsetzung des Ganglienzellenbelags des Gehirns darstellt. In diesem Ganglienzellenbelag sind die Zellen des zweiten Typus allgemein vertreten, daneben aber viele Drüsenzellen vorhanden, die dem ganzen Gewebe ein drüsiges Aussehen geben. Wir haben in diesem Kopfgewebe bei *C. linearis*, *filiformis* und *rufifrons* eine mit Ganglienzellen reichlich versehene Nervenschicht vor uns, in die die Drüsenzellschläuche der Kopfdrüse hineingesenkt sind. Beide Zellarten sind aber nebeneinander deutlich zu unterscheiden. In der Kopfspitze sind die Drüsen zahlreicher, werden aber dem Gehirn zu auf die Peripherie zurückgedrängt und können auch hier noch an mehreren Stellen vereinzelt nachgewiesen werden. Die Nervenzellen, welche erst zwischen den Drüsenzellen verbreitet waren, werden mehr zentral und schließlich fächerförmig um die Faserkerne herum angeordnet. Wenn die Kopfdrüsen fast ganz verschwunden sind, so haben wir auch das Gehirn vor uns.

Die vier Kopfnerven sind keineswegs getrennt vorhanden. In der äußersten Kopfspitze trennt sie dorsal die Blutgefäßcommissur, ventral das Rhynchodäum. Wenn aber das Rhynchodäum sich in das Zentrum des Kopfes zu begeben anfängt, so verschmelzen die beiden ventralen Nerven; die Faserkerne sind natürlich immer getrennt. In die ventralen Ganglienzellenmassen scheinen sich aber mehrere, kürzere Faserkerne von den ventralen Ganglien aus aufzulösen. Dorsale und ventrale Nerven sind bis zum Gehirn durch die Blutgefäße getrennt.

Auf die Lage der Kopfnerven und dieses ganzen Gewebes in der innern Längsmuskelschicht habe ich früher schon hingewiesen. Sie sei aber nochmals hervorgehoben.

Der Rückennerv.

Aus der dorsalen Gehirncommissur nimmt der einzige Rückennerv seinen Ursprung. Fig. 15 zeigt für *C. filiformis* einen Querschnitt durch diese Commissur. Man sieht, wie sich der Ganglienzellenbelag des Gehirns auch an der Außenseite der Commissur fortsetzt und dort in der innern Längsmuskelschicht ein Septum bildet. In diesem Septum rückt der Rückennerv nach oben, dessen Fasern mit denen der dorsalen Commissur zusammenhängen. Der Faserkern des Rückennerven behält diese Lage aber nicht bei. Allmählich rückt er mehr der Körperwand zu und liegt in der Mundregion, bei *C. filiformis* aber schon viel eher, zwischen äußerer Ringmuskelschicht und Basalmembran. In der Längsmuskelschicht findet immer eine Anhäufung von Ganglienzellkernen statt, die stellenweise mit dem Faserstrang zusammenhängen (Fig. 60). Besonders deutlich tritt dies hervor in der dem Munde vorhergehenden Region, aber auch in der Vorderdarmregion. Ich konnte bei den *Cephalothrix*-Arten s. str. wahrnehmen, daß das Rhynchocölon von diesem Rückennerven innerviert wird. Ein unterer Rückennerv ist nicht vorhanden, ebenso wenig wie bei *C. signata*.

Die Fasermasse des Rückennerven ist nicht von einem Neurilemma umgeben. Sie kann aber auch nicht als die Verdickung einer zwischen Basalmembran und Ringmuskulatur befindlichen Nervenschicht aufgefaßt werden, weil wahrscheinlich eine solche Schicht bei unsern Arten fehlt. Es hat also der Rückennerv bei *Cephalothrix* die primitive Lage des Nervensystems beibehalten, während die übrigen Teile nach innen gerückt sind.

Im Schwanzende von *C. rufifrons* habe ich keinen Rückennerven nachweisen können.

Die Rüsselnerven.

In der Beschreibung des Rüssels habe ich schon mit wenigen Worten auf die Rüsselnerven hingewiesen. Sie entstehen aus den dorsomedianen vordern Partien der ventralen Ganglien, noch vor der ventralen Commissur, und begeben sich sofort zum Rüssel. An ihren Wurzeln findet man bei *C. filiformis* die ersten Riesenzellen. Auch Ganglienzellen des zweiten Typus begleiten die Nervenfasern.

Im Rüssel findet man die beiden Nerven wieder zwischen Epithel und Muskulatur, also an derselben Stelle wie bei den Protonemertinen. Sie nehmen hier eine bestimmte Lage ein, wie Fig. 12 für *C. filiformis* zeigt. Die im vordern Rüsselabschnitte paarigen Nerven liegen einander gegenüber, gerade vor den lateralen Muskelbündeln. Wo die Ringmuskelschicht anfängt, findet man die Rüsselnerven wieder als eine Nervenschicht, die sich zwischen Epithel und Muskulatur befindet (Fig. 13), zwei Anhäufungen von Nervenfibrillen aber stets unterscheiden läßt. Die Nerven haben die gegenseitige Lage geändert und liegen an einer Seite des Rüssels. In der Mitte an der andern Seite fällt aber sofort (Fig. 16, 61) eine Anhäufung ziemlich großer Kerne auf, die man konstant an dieser Stelle findet, sowohl bei *C. filiformis* wie bei *rufifrons* und *linearis*. Sie liegen immer zwischen den beiden Muskelschichten des Rüssels, und man kann an mehreren Stellen den Zusammenhang dieses Ganglienzellenstranges mit dem Nervenplexus feststellen. Die Lage dieses Stranges den Faserstämmen des Nervenplexus gegenüber ist sehr konstant, sowohl bei *C. rufifrons* wie bei *linearis* und *filiformis*. Bei *C. linearis* ist sie aber nicht so mächtig entwickelt wie bei den andern von mir untersuchten Arten. Es ist jedenfalls sehr merkwürdig, daß dieser unpaare Nervenstamm eine andere Lage in den Rüsselschichten einnimmt als die beiden Faserstämme und der Nervenplexus. Ich kann in dieser Hinsicht nur auf den Rückenerven hinweisen, dessen Fasern ebenso wie im Rüssel die primitivere Lage beibehalten haben, während ihre Kerne in die Muskelschichten gerückt sind.

Die Schlundnerven.

Im Gegensatze zu den Rüsselnerven entstehen die Schlundnerven erst hinter der ventralen Gehirncommissur, d. h. hinter der Commissur der Faserstränge. Sofort nachdem dieser aufhört, geht von den ventralen Ganglien an ihren dorsomedianen Seiten jederseits ein Stamm ab, der in der ventralen Commissur sich mit dem der andern Seite vereinigt und den Faserstrang des unpaaren Schlundnerven bildet. Dieser unpaare Nerv liegt also anfangs an der dorsalen Seite der ventralen Gehirncommissur und wird ventralwärts von dem Ganglienzellenbelag dieses Abschnitts, in dem gerade die Riesenzellen des dritten Typus sich vorfinden, umgeben. Der Faserstamm tritt ein wenig über das umgebende Nervengewebe hervor und liegt der Rhynchocölomwand eng an. Es scheint mir,

daß er bis zum Munde Nervenfasern in die Muskelschichten des Rhynchocöloms sendet.

Seine Ganglienzellen erhält dieser Faserstamm, indem Fasern der innern Längsmuskelschicht jederseits in den Gehirnelag ein-dringen und auf die Weise einen Teil um den Faserstamm des Schlundnerven herausschneiden. Die Kerne liegen also nur an der ventralen Seite des Faserstammes, der erst von ziemlich vielen, später von nur spärlichen Ganglienzellen begleitet wird. Auch in die ventrale Mediane sendet der Faserstamm Nervenfibrillen, welche also die Funktion des Bauchnerven, der aber nicht vorhanden ist, übernommen haben.

Die Lage des Schlundnerven, im Leibesparenchym zwischen dem Rhynchocölom und der innern Längsmuskelplatte, wird immer beibehalten.

Gerade vor dem Munde, bei *C. filiformis* später als bei *C. rufifrons* (Fig. 19 u. 17), gehen aus dem unpaaren Nerven die beiden Schlundnerven hervor. Bei *C. filiformis* findet man sie außerhalb der Ringmuskelschicht des Vorderdarmes (Fig. 5), bei *C. rufifrons* und *linearis* zwischen dem Mundepithel und der innern Längsmuskelschicht. Nachdem die Schlundnerven aus den unpaaren Nerven entstanden sind, erhalten sie einen ebenso starken Zellenbelag wie die Seitenstämme in dieser Region, denen sie auch an Größe nicht nachstehen, die sie bei *C. rufifrons* eher übertreffen. Wie bei diesen sammeln sich die Kerne hauptsächlich an zwei Stellen an. Bei *C. filiformis* habe ich gesehen, wie die Ganglienzellenhaufen der Schlundnerven und Seitenstämme durch Bindegewebssepten miteinander zusammenhängen.

Hinter dem Munde commissurieren die beiden Schlundnerven an der ventralen Körperseite und hören mit dieser Commissur sofort auf. Eine paarige Fortsetzung dieser Nerven aus der Commissur habe ich, im Gegensatz zu BÜRGER, nicht wahrnehmen können.

Wahrscheinlich beziehen sich diese Angaben auf einen andern Nervenkomplex, den ich hier beschreibe als den

Nervenplexus des Vorderdarmes.

Die Verhältnisse dieser Schicht werde ich erst bei *Cephalothrix filiformis* betrachten, wo sie durch die Anwesenheit der Ringmuskelschicht mit großer Bestimmtheit hervortritt, um später auf ihre Lage bei *C. rufifrons* und *linearis* zurückzukommen. Wenn die Schlund-

nerven den Seiten des Darmes entlang ventralwärts wandern, schicken sie überall Nervenfasern durch die Ringmuskelschicht zum Epithel. An der Innenseite der Ringmuskulatur verflechten diese Fasern sich zu einer ziemlich bedeutenden Nervenschicht, die man bis zum Ende des Vorderdarmes nachweisen kann. In dieser Schicht häufen sich die Nervenfasern immer an den Stellen an, wo sie mit den Schlundnerven zusammenhängen, in der Weise, daß zwei subepitheliale Schlundnerven den Schlundnerven begleiten. Diese Faserstränge erhalten auch aus der ventralen Schlundnervencommissur noch bedeutende Verstärkung, verschwinden aber nicht.

Die Seitenstämme übernehmen jetzt die Lieferung der Nervenfasern. Dem ganzen Vorderdarm entlang kann man die den Seitenstämmen folgenden subepithelialen Nerven verfolgen, bis sie im Anfange des Enterons verschwinden. Die Faserbündel des Seitenstammes, welche diese Nervenschicht verstärken, sind auch sehr deutlich (Fig. 60).

Bei *C. rufifrons* und *linearis* ist die innere Ringmuskelschicht nicht mehr vorhanden, wodurch diese Verhältnisse sich verwischt haben. Die Nervenschicht ist aber auch bei *C. rufifrons* sehr gut zu unterscheiden. Fig. 20 zeigt den subepithelialen Nerven, welcher auch bei *C. linearis* immer den Seitenstamm begleitet und von diesem versorgt wird. Sie verschwinden ebenso wie bei *C. filiformis* erst im Enteron.

Andere Nervenplexus, wie sie z. B. PUNNETT bei *C. aliena* gefunden zu haben meint, bin ich nicht instande gewesen nachzuweisen.

Wenn wir jetzt die hier beschriebenen Verhältnisse vergleichen mit den Resultaten andrer Forscher, so können wir in der Hauptsache eine Bestätigung ihrer Resultate konstatieren.

Die Übereinstimmung der untersuchten *Cephalothrix*-Arten tritt sehr deutlich zutage. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß auch *C. bipunctata* sich den Verhältnissen bei *C. rufifrons*, *linearis* und *filiformis* anschließt. Um so mehr tritt aber der Unterschied zwischen diesen Arten einerseits und *C. signata* andererseits hervor. Die Lage der Kopfnerven (s. BÜRGER, 1895, tab. 11, fig. 10 und meine Fig. 14) hat sich geändert, die Schlundnerven sind paarig und kurz, die Weise, wie die Seitenstämme aus den ventralen Ganglien hervorgehen, die Befestigung der Seitenstämme (BÜRGER, 1895, tab. 11, fig. 15), alles ist anders. Vielleicht wären die wichtigsten dieser

Unterschiede aber auf die geänderte Lage des Mundes zurückzuführen, und in dieser Hinsicht können wir es nur bedauern, daß uns keine genauere Angaben über *C. aliena* zur Verfügung stehen. Dann aber bleibt noch immer die hohe Entwicklung des Gehirns bestehen, in der allein schon *C. signata* sich von den *Cephalothrix*-Arten s. str. so sehr unterscheidet, daß wir nicht zaudern für diese Art eine neue Gattung zu errichten. Die Gabelung des Faserkernes des dorsalen Ganglions, die höhere Differenzierung der Ganglienzellen, die Abspaltung gesonderter gangliöser Anschwellungen am Vorderende des Gehirns, die geänderten Größenverhältnisse der dorsalen Ganglien den ventralen gegenüber, von allen diesen Charakteren finden wir bei den *Cephalothrix*-Arten s. str. keine Spur.

Ebensowenig wie *C. signata* stimmt aber auch *C. linearis* JOUBIN im Bau des Gehirns mit unsern Arten überein. „Ce canal très court arrive de suite dans la masse cérébrale postérieure, qui forme un petit lobe spécial très net, et pénètre dans la masse granulaire centrale“, schreibt er. Ich werde im folgenden Kapitel näher auf diese Art, die ich gar nicht in die Gattung *Cephalothrix* stelle, zurückkommen, weise jetzt nur darauf hin, daß bei unsern Arten eine gesonderte hintere gangliöse Anschwellung des dorsalen Ganglions nicht wiederzufinden ist. In derselben Beziehung unterscheidet sich auch *C. viridis* CHAPUIS von den unsrigen.

Nachdem wir aber auf die Verschiedenheiten im Nervensystem der in dieser Gattung untergebrachten Arten aufmerksam gemacht haben, werden wir auch auf die Übereinstimmung hinweisen und das Verhalten dieser gemeinschaftlichen Merkmale den übrigen Nemertinen gegenüber besprechen. An erster Stelle fällt die Lage des Zentralnervensystems, d. h. des Gehirns und der Seitenstämme, ins Auge, die BÜRGER Veranlassung gegeben hat, diese Gattung mit *Carinoma* zur Ordnung Mesonemertini zu vereinigen, welche Ordnung gewissermaßen ein Bindeglied zwischen den Proto- und Metanemertinen darstellen soll.

Ob die Ordnung der Mesonemertini existenzberechtigt ist, will ich jetzt außer Betracht lassen, um später im systematischen Teile dieser Monographie auf diese Frage ausführlich zurückzukommen. Aber BERGENDAL hat (1903, p. 63) schon darauf hingewiesen, daß die Übereinstimmung in der Lage des Nervensystems bei *Carinoma* und *Cephalothrix* keineswegs so groß ist, wie BÜRGER es ursprünglich meinte. Während die Lage des Nervensystems in den beiden Gat-

tungen in den hintern und mittlern Körperteilen die gleiche ist, behalten das Gehirn und die vordern Teile der Seitenstämme bei *Carinoma* eine ursprünglichere Lage als bei *Cephalothrix* bei. Der Unterschied ist also nicht weniger groß als die Übereinstimmung. Andere Nemertinen, deren Seitenstämme in die innere Längsmuskelschicht eingebettet sind, kennen wir nicht. Bei allen Metanemertinen sind sie jedoch noch weiter nach innen gerückt und vom Körperparenchym umgeben. Eine merkwürdige Übereinstimmung also.

Jetzt das Gehirn. Es ist wiederum BERGENDAL (1903) gewesen, der uns hier auf Verhältnisse bei Protonemertinen aufmerksam gemacht hat, die für die Beurteilung der Lage des Gehirns bei *Cephalothrix* nicht außer acht gelassen werden dürfen. Besonders weist er hin auf fig. 5, tab. 12 der BÜRGER'schen Monographie, die einen Schnitt durch das Gehirn von *Carinella annulata* darstellt. Dorsale und ventrale Ganglien liegen hier ebenso wie die Schlundnerven innerhalb der Muskulatur, also wie bei allen Hoplonemertinen im Körperparenchym, und doch haben die Seitenstämme die typische *Carinella*-Lage beibehalten. Hier hat also der umgekehrte Prozeß wie bei *Carinoma* stattgefunden; nicht die Seitenstämme, sondern das Gehirn ist erst nach innen gewandert. Bei *Carinomella* aber hat dieselbe Wanderung wie bei *Carinoma* angefangen. Die Heteronemertinen dagegen zeigen dasselbe Verhalten wie *Carinella annulata*. Das Gehirn der Eupoliiden liegt jedoch in oder nach innen von der innern Längsmuskelschicht, während die Seitenstämme in der äußern Längsmuskelschicht gefunden werden. Dasselbe trifft für die Lineiden zu. Ein Blick auf tab. 19—21 der BÜRGER'schen Monographie lehrt uns dies sofort. Die Lage des Gehirns bei *Cephalothrix* ist also dieselbe, wie wir sie z. B. bei *Eupolia delineata* (BÜRGER, 1895, tab. 19, fig. 4) antreffen. Wenn also die übereinstimmende Lage der Seitenstämme uns das Recht gäbe, *Carinoma* und *Cephalothrix* einander nahe zu stellen, so könnten wir auch in der Übereinstimmung in der Lage des Gehirns Veranlassung finden, *Cephalothrix* als eine den Heteronemertinen verwandte Gattung zu betrachten.

In den gleichen Lagerungsverhältnissen von Gehirn und Seitenstämmen schließt sie sich aber wieder den meisten Protonemertinen einerseits und den Metanemertinen andererseits an.

Aus dieser Aufzählung geht zur Genüge hervor, daß wir aus der Lage des Nervensystems an sich nichts schließen können. Von einem allgemeinem Gesichtspunkte aus werden wir vielleicht eine bessere Ansicht dieser Tatsachen gewinnen.

Wenn wir *Carinina*, eine *Carinella*-Species (nicht *annulata*), *Cephalothrix* und eine Metanemertine nebeneinander stellen, so tritt besonders deutlich die im Tierreiche überall vorherrschende Tendenz hervor, das Nervengewebe tiefer in den Körper zu versenken. Im Nemertinenstamme ist das Resultat aber auf verschiedenen Wegen erreicht worden, entweder durch aktive Verlagerung der Nerven-elemente oder durch die Entstehung neuer Körperschichten an der Außenseite des Nervensystems, nämlich der äußern Längsmuskelschicht.

Alle diese Änderungen fangen in der Kopfspitze an, also mit dem Gehirn. *Carinella annulata* BÜRGER zeigt uns dies für die aktive Verlagerung sehr deutlich. Bei den Heteronemertinen tritt es aber ebensogut hervor. Die Nervenstämme haben, dank der Entwicklung der äußern Längsmuskelschicht, ihre ursprüngliche Lage beibehalten können; das Gehirn aber ist, obwohl es auch von dieser Muskelschicht geschützt wird, noch tiefer in den Körper hineingedrungen. Die Tendenz zur aktiven Verlagerung des Nervensystems tritt also auch bei den Heteronemertinen zutage, gerade in der Kopfspitze.

Bei *Carinoma* fängt in der Kopfspitze die Entwicklung der äußern Längsmuskelschicht an; das Gehirn ist auch nicht in die Tiefe versunken. In den hintern Körperteilen aber, wo diese Muskelschicht noch nicht zur Entfaltung gekommen ist, sind die Seitenstämme in das Gewebe hineingerückt.

Wenn wir die Tatsachen in diesem Lichte betrachten, so scheint uns die aktive Verlagerung ein allgemein herrschendes Entwicklungsprinzip der Nemertinen zu sein, das in allen Entwicklungsrichtungen sich geltend macht. Darauf können wir also keine Verwandtschaft begründen; wenn sie sich wie bei *Cephalothrix* und den Metanemertinen so sehr deutlich in allen Körperteilen offenbart, so ist dies hier nur die Folge eines gemeinsamen, negativen Merkmales, namentlich des Fehlens der äußern Längsmuskelschicht. Auf demselben Merkmal beruht aber auch die Übereinstimmung mit *Carinoma*, die durch das positive Merkmal der Entwicklung der äußern Längsmuskelschicht ihre Verwandtschaft mit den Heteronemertinen kundgibt.

Aktive Verlagerung des Nervensystems an sich kann bei den Nemertinen nicht als Zeichen gemeinschaftlicher Stammesentwicklung aufgefaßt werden. Inwieweit sie auf dieser oder auf der Durchführung des allgemeinen Entwicklungsprinzips beruht, soll

uns die vergleichende Anatomie, auch der andern Organsysteme, lehren.

Die Seitenstämme commissurieren nicht vor, sondern hinter dem Anus, d. h. *Cephalothrix* hat eine ventrale Analcommissur. Diese Eigentümlichkeit ist bei nur sehr wenigen Nemertinen beschrieben worden, bis jetzt aber bei keiner Paläonemertine. Daß sie unter den Heteronemertinen bei *Micrella* und *Eupolia* bekannt ist, macht es um so erwünschter, die Lage der Nervencommissur im Körperende der andern Paläonemertinen kennen zu lernen.

Daß der Rückennerv seine primitive Lage beibehalten hat, kann uns nicht sehr wundern. Er hat sie sogar bei den Hoplonemertinen bewahrt. Berücksichtigung verdient aber die Neigung, einen untern Rückennerven entstehen zu lassen. Bei den *Cephalothrix*-Arten s. str. ist dieser ebensowenig wie bei *C. signata* vorhanden. Zur Entstehung des untern Nerven fehlt aber sehr wenig. BÜRGER (1895, p. 364) konnte noch schreiben: „Ein unterer Rückennerv fehlt nur den Metanemertinen“, vergaß dann aber, daß er p. 532 derselben Monographie für *Hubrechtia* schrieb: „Von den Mediannerven ist nur der grosse (obere) Rückennerv vorhanden.“ Dem füge ich aber hinzu: *Carinesta*, *Callinera* und wahrscheinlich auch *Procarinina*.¹⁾

Interessant ist aber die Übereinstimmung der Gattung *Cephalothrix* gerade mit diesen primitiven Paläonemertinen, auf die ich schon so oftmals hingewiesen habe. Mit *Callinera* ist die Übereinstimmung aber sehr schlagend; der obere Rückennerv sendet auch hier radiale Fasern in den Körper hinein. Lesen wir doch in der Erklärung der Textfiguren XIV und XV (1900, p. 38 u. 39): „*rbbr*“ [an der fraglichen Stelle] „starker an Bindegewebe und Nervengewebe reicher radialer Gewebsstrang am dorsalen Muskelkreuz“.

Die paarigen Schlundnerven dagegen nehmen bei *C. filiformis* dieselbe Stelle wie die Seitenstämme ein; sehr deutlich trennen die Ringmuskelfasern Vorderdarmepithel und Schlundnerven. Diese Lage der Schlundnerven stellt sich aber als sehr charakteristisch heraus;

1) BERGENDAL (1902) nennt diesen Nerven wenigstens nicht in der diese Form betreffenden Mitteilung. Dagegen schreibt er: „Ein oberer Rückennerv liegt ebenso außerhalb der Grundsicht, tritt aber sehr wenig hervor, und ist auf manchen, vielleicht den meisten Schnitten gar nicht mächtiger als andere in der Nervenschicht laufende Nerven. Weiter nach hinten wird er auch meistens als eine besondere Bildung vollständig vermißt.“

wir finden sie nur bei *Callinera bürgeri* wieder, wie mich die Untersuchung der BERGENDAL'schen Schnittserien belehrt hat. Bei allen Nemertinen, nur *Carinesta*, *Callinera* und *Cephalothrix filiformis* ausgenommen, findet man eine epitheliale oder subepitheliale Lage des Schlundnervenpaares. Daß das Vorhandensein dieser Ringmuskelfasern bei *C. filiformis* primitiv ist, habe ich an anderer Stelle behauptet. Die subepitheliale Lage der Schlundnerven bei den andern *Cephalothrix*-Arten halte ich denn auch nicht für primitiv, wie die epitheliale bei *Carinina* (HUBRECHT, 1887, tab. 6, fig. 1) und *Procarinina* und die subepitheliale bei *Hubrechtia*, *Carinella* und *Carinoma*; sie ist erst durch den Schwund der Ringmuskelfasern hervorgerufen worden.

Noch größeres Interesse erhält das Schlundnervensystem dieser Gattung, indem es aus der ersten Commissur unpaar hervortritt, um erst vor dem Munde sich zu trennen. Auch diese Eigentümlichkeit teilt nur *Callinera*. Die Lage des unpaaren Teiles ist auch in beiden Gattungen dieselbe (BERGENDAL, 1900, tab. 1, fig. 10).

Die Rüsselnerven verhalten sich ebenfalls sehr charakteristisch. Daß dem Gehirn ein Paar Rüsselnerven entspringt, hat *Cephalothrix* mit allen Paläo- und Heteronemertinen gemein; ebenso ist die Lage der Nerven im vordern Rüsselabschnitt die typische Paläonemertinenlage. Die breite, subepitheliale Nervenschicht des mittlern Abschnitts ist dagegen ein Charakteristikum der Heteronemertinen; *Eupolia* zeigt z. B. mutatis mutandis dieselben Verhältnisse wie *Cephalothrix* in diesem Abschnitt; in beiden Gattungen treten die Rüsselnerven in der Schicht noch hervor.

Die so konstante Lage dieser Nerven ist bei *Cephalothrix* aber sehr typisch und kennzeichnet diese Gattung allen andern Nemertinen gegenüber. Nicht weniger charakteristisch ist die regelmäßige Anhäufung großer Kerne an der andern Rüsselseite. Kernanhäufungen sind im Rüssel nur bekannt bei *Carinoma* und den Hoplonemertinen. Für *Carinoma* hat BERGENDAL (1903) sie beschrieben. p. 57 schreibt er: „Weiter zeige ich auf die fast regelmäßige Anhäufung von größeren Kernen ausserhalb der Ringmuskelschicht gerade vor dem Nerven hin.“ Die hierher gehörige Fußnote fügt noch hinzu: „Dieses Verhältniss erinnert von *Callinera*.“ Leider hat BERGENDAL uns keine Figuren gegeben, die dieses Merkmal von *Callinera* veranschaulichen. Die fig. R und S der *Carinoma*-Arbeit zeigen die beschriebene Kernanhäufung aber vorzüglich. Es fällt sofort auf, daß die Kerne hier dieselbe Lage den Muskelschichten gegenüber

einnehmen wie bei *Cephalothrix*. Der einzige Unterschied ist nur, daß bei *Carinoma* diese Kerne die Faserstämme begleiten, während sie bei *Cephalothrix* die Stelle eines dritten, in der Nervenschicht nicht hervortretenden Faserstammes begleiten. Daß diese Kernanhäufungen Ganglienzellenstränge darstellen, ist meines Erachtens keine gewagte Hypothese, seit ich ihren Zusammenhang mit der Nervenschicht bei *Cephalothrix* habe wahrnehmen können. Auch daß sie bei *Carinoma* die Rüsselnerven begleiten, spricht für diese Deutung. Die Ganglienzellen des gewaffneten Rüssels haben sich ebenso zu Strängen vereint. Daß diese in derselben Schicht wie die Faserstämme liegen, kann jedoch keine Ursache sein, die Kernstränge bei *Cephalothrix*, *Callinera* und *Carinoma* für mit ihnen nicht vergleichbare Gebilde zu halten. Liegen doch die zum dorsalen Medianmerven gehörigen Ganglienzellkerne ebenso in der innern Längsmuskelschicht, der Faserstamm aber zwischen Basalmembran und Ringmuskelschicht.

Die Kopfnerven sind in der Vierzahl, wovon zwei den dorsalen und zwei den ventralen Ganglien entspringen, vorhanden. Auch diese Zahl ist für unsere Gattung charakteristisch. Wie bei den Hoplonemertinen anastomosieren die Kopfnerven nicht. In ihrer Lage stimmen sie aber mit den Heteronemertinen überein, mit denen sie auch das Vorhandensein zweier aus den ventralen Ganglien entstehenden Kopfnerven teilen. Daß *Cephalothrix*, im Gegensatz zu allen bekannten Nemertinen, eine nur so geringe Anzahl Kopfnerven besitzt, wird wohl der aktiven Verlagerung des Nervensystems zugeschrieben werden müssen. Ist doch auch bei den Hoplonemertinen eine Konzentration und Reduktion der Anzahl vor sich gegangen. Daß die Anzahl bei *Cephalothrix* aber so sehr reduziert ist, findet wahrscheinlich seinen Grund darin, daß keine besondern Sinnesorgane zur Entwicklung gekommen sind. Die Kopfnerven senden nur ihre Fasern zwischen die Drüsenzellen, welche mit Ganglienzellen zusammen eine Schicht in der Kopfspitze darstellen. Von einer Schicht darf man eigentlich nicht reden; es sind vier Körper, die erst kurz vor der Gehirngegend zusammenhängen. Daß diese vier Körper aber der sogenannten Nervenschicht von *Callinera* homolog sind und nur dem Nervensystem in seiner Wanderung in die innere Längsmuskelschicht gefolgt sind, weshalb wie bei den Kopfnerven Konzentration eingetreten ist, zeigt die Zusammensetzung dieser Gewebemasse ebenso deutlich wie ihr Zusammenhang mit dem Gehirn. Wir können darum keineswegs sagen, daß *Cephalothrix* einer

Nervenschicht in der Kopfspitze entbehrt; wir finden sie nur nicht in der primitiven Lage, in der sie bei *Carinesta*, *Carinomella*, *Callinera* und *Hubrechtia* vorhanden ist.

Eine periphere Nervenschicht habe ich in den andern Körperteilen nicht nachweisen können. Daß dies vielleicht der so äußerst geringen Breite von Ringmuskelschicht und Basalmembran der von mir untersuchten Arten zugeschrieben werden mag, ist sehr gut möglich; daß PUNNETT eine Nervenschicht bei *C. aliena*, wo besonders die Basalmembran viel breiter ist, aufgefunden hat, macht es um so wahrscheinlicher. Jedenfalls ist das Vorhandensein einer solchen Schicht bei *C. aliena* wiederum ein Merkmal, das unsere Gattung den Paläonemertinen näher rückt und den Hoplonemertinen entgegenstellt.

Es bleibt uns jetzt nur noch der Bau und die Histologie des Gehirns zu besprechen.

Das Gehirn dieser Gattung besteht aus zwei Paaren von Ganglien, die durch zwei Commissuren miteinander verbunden sind, einer dorsalen und einer ventralen. Hierzu kann man noch die erste Schlundnervencommissur fügen, welche PUNNETT z. B. bei *Carinesta* als zweite ventrale Gehirncommissur beschreibt. Eine zweite dorsale Commissur, wie sie z. B. bei *Carinella polymorpha* und *superba*, ferner bei *Callinera* und *Carinesta* nachgewiesen ist, fehlt bei *Cephalothrix*. Was das Vorhandensein einer Schlundnervencommissur betrifft, so liegen uns darüber nur wenige Daten vor. Bei Heteronemertinen scheinen mehrere Schlundnervencommissuren vorhanden zu sein; unter den Paläonemertinen kennen wir nur eine, bei *Callinera*, *Carinesta* und *Carinomella* vorhandene Commissur der Schlundnerven. Diesen Gattungen reiht sich also *Cephalothrix* an.

Die dorsalen und ventralen Ganglien können ihrer Form nach noch nicht unterschieden werden.

Daß der Ganglienzellenbelag der dorsalen und ventralen Ganglien bei den *Cephalothrix*-Arten s. st. noch gar nicht gegeneinander abgesetzt ist, trennt *Cephalothrix* von allen Hoplo- und Heteronemertinen. Sie hat es dagegen mit den meisten Paläonemertinen gemein, wie uns die Abbildungen von *Carinina*, *Procarinina*, *Carinesta*, den kleinern Carinellen, *Carinoma*, *Callinera* und wahrscheinlich auch von *Carinomella* zeigen. Nur *Hubrechtia* und *Carinella annulata* BÜRGER scheinen diese höhere Entwicklungsstufe schon aufzuweisen.

Erst der mikroskopische Bau lehrt uns, daß dorsale und ventrale Ganglien getrennt sind. Das Überwiegen des dorsalen Ganglions tritt

sofort zutage, wird hier aber nicht durch die Entwicklung eines Cerebralorgans hervorgerufen.

Die Größe der dorsalen Ganglien scheint noch von andern Organen beeinflusst zu werden: zeichnen sich doch auch *Carinesta* und *Callinera* durch den Besitz großer dorsaler Faserkerne aus. Vergleicht man fig. 4, tab. 57 der PUNNETT'schen Beschreibung mit fig. 3, tab. 12 der BÜRGER'schen Monographie, die einen Schnitt aus derselben Gehirngegend bei *Carinella polymorpha* darstellt, so fällt der Unterschied sofort ins Auge. Sowohl *Callinera* wie *Carinesta* sind aber gekennzeichnet durch eine enorm entwickelte nervöse Schicht in der präcerebralen Kopfgegend, die in beiden Formen große Ähnlichkeit aufzuweisen scheint. Daß bei *Cephalothrix* dieselbe sich entwickelt hat, habe ich schon zu beweisen versucht. Es kann daher wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die enorme Entwicklung der dorsalen Ganglien, die in allen diesen Formen geradezu vor der ventralen Commissur so deutlich hervorspringt, mit der Entwicklung dieser nervösen Schicht zusammenhängt. Bei den andern Paläonemertinen, die eine Nervenschicht in der Kopfspitze aufweisen, ist diese entweder sehr schwach entwickelt, wie bei *Carinomella*, oder sehr mächtig, wie bei *Hubrechtia*. Diese Gattung hat aber außerdem ein hoch entwickeltes Cerebralorgan, wodurch die Größe ihrer dorsalen Ganglien gewiß ebensogut beeinflusst worden ist.

Die Gabelung der Faserstämme im hintern Abschnitt des dorsalen Ganglions bei *Cephalothrix signata* ist wohl sehr merkwürdig. Wir kennen unter den Paläonemertinen nur noch eine Gattung, namentlich *Hubrechtia*, in der sich dieser für Heteronemertinen typische Prozeß vollzogen hat. *Hubrechtia* hat wie diese Heteronemertinen ein Cerebralorgan, das aber in beiden Formenkreisen nicht in derselben Weise innerviert wird. Bei *Hubrechtia* ist es der obere Zipfel des dorsalen Faserstammes, der sich zum Nerven des Cerebralorgans verschmälert, bei den Heteronemertinen aber der untere Zipfel des dorsalen Ganglions. *Cephalothrix signata*, die wohl kein Cerebralorgan aufweist, stimmt aber mit *Hubrechtia* überein. Es ist gerade der obere Zipfel, „der von einer grossen Fülle von Ganglienzellen jenes kleinsten Typus, wie er sich am hinteren Ende der dorsalen Ganglien, z. B. bei *Cerebratulus* findet, umgeben ist“, sagt BÜRGER (1895, p. 122).

Daß die Gattung *Cephalothrix* s. str. keine Spur dieser Gabelung zeigt, ist also der für Paläonemertinen normale Zustand.

Die ventralen Ganglien sind nur sehr schwach entwickelt und gehen allmählich in die Seitenstämme über. Aus der breiten ventralen Commissur kann man sie nur sehr schwer heraus erkennen, während sie von den dorsalen Faserkernen sehr scharf getrennt sind. Es ist auch dies wieder eine Eigentümlichkeit, die *Cephalothrix* mit *Carinesta* und *Callinera* gemein hat. Bei *Carinina*, *Procarinina*, *Carinella* und *Carinoma* sind die Faserstämme der dorsalen und ventralen Ganglien wenigstens in der vordern Gehirngegend gar nicht scharf zu trennen. Bei *Hubrechtia*, wo der Unterschied sehr deutlich ist, sind die ventralen Ganglien aber gut entwickelt und treten auch in der ventralen Commissur deutlich hervor. Bewahrt *Cephalothrix* in dieser Hinsicht also vielleicht einen primitivern Zustand als *Hubrechtia*, so stimmen sie in anderer Hinsicht wieder merkwürdig überein. So schreibt BÜRGER (in: BRONN, p. 94): „Die ventralen und dorsalen Ganglien sind nicht derart innig miteinander verschmolzen, wie es bei *Carinella* der Fall ist, wo sie eine fast einheitliche Masse bilden, sondern stellen Kugeln dar, die miteinander durch mehrere dicke Stränge, hier dicke Nerven, verbunden sind.“ Und ich frage: haben wir hier nicht gerade dasselbe Verhältnis der Faserkerne vor uns, das wir bei *Cephalothrix* beschrieben haben und das auch *Callinera* aufzuweisen scheint?

Stellen wir BERGENDAL, fig. 3, p. 732, 1900b, fig. 8, tab. 1, 1900c, die den folgenden Querschnitt darstellt, und fig. 9, tab. 1, zwei Schnitte weiter, nebeneinander, so haben wir verschiedene Stadien von Ablösung und Zusammenhang der Faserkerne durch Nervenstämme vor uns, wie sie auch in unsern Fig. A 11—15 dargestellt sind. BERGENDAL hat selber schon auf die merkwürdige Übereinstimmung des Gehirns seiner Gattung *Callinera* mit *Cephalothrix* hingewiesen. Sie tritt aber in dem Verhalten der Faserkerne sehr deutlich zutage.

Die Lagerung der Ganglienzellen stimmt bei diesen beiden Gattungen ebenso genau überein. Sie fehlen auch bei *Callinera* an der ventralen Commissur wie über der dorsalen und an den Seiten der Ganglien. An der Innenseite des Fasergerüsts fehlt ein Belag überhaupt. Diese Eigentümlichkeit weisen aber auch andere Paläonemertinen auf. So vermissen wir den Belag an der Innenseite des Gehirns bei *Carinesta*, *Carinina*, *Procarinina* und *Hubrechtia*.

Die Konzentration der Ganglienzellen an drei Stellen kenne ich aber nur bei *Callinera* und *Cephalothrix*. Auch die Differenzierung der Ganglienzellen und die Stellung der Zellen des dritten

Typus zeigt große Ähnlichkeit. Besonders weise ich auf die Anhäufung der großen Zellen des dritten Typus hin, die auch bei *Callinera* nach dem Verschwinden des dorsalen Faserkernes an seiner Stelle aufgefunden wird. Daß die Ganglienzellen der ersten Art in beiden Gattungen sich noch nicht entwickelt haben, wird man wohl noch als einen primitiven Zustand betrachten müssen.

Es erhellt aus diesen Untersuchungen, daß das Gehirn der *Cephalothrix*-Arten s. str. ein typisches Paläonemertinen-Gehirn ist und weder mit den Hetero- noch mit den Hoplonemertinen eine überraschende Ähnlichkeit aufweist. Ob dies bei *Cephalothrix signata* der Fall ist, will ich jetzt nicht entscheiden; so groß, wie BÜRGER sie beschreibt, ist die Übereinstimmung mit den Heteronemertinen aber jedenfalls nicht.

Das Gehirn darf man aber keineswegs als ein niedrig organisiertes Organ betrachten. Es hat sich gewiß viel höher entwickelt als bei den meisten Carinelliden, hat aber mitsamt *Callinera*, vielleicht auch mit *Carinesta*, in der Entwicklung eine ganz andere Richtung eingeschlagen. Denn am meisten stimmt das Gehirn von *Cephalothrix* wie ihr übriges Nervensystem mit demjenigen von *Callinera* überein.

18. Sinnesorgane.

Es sind Sinnesorgane verschiedener Art bei den *Cephalothrix*-Species beschrieben worden. So hat KEFERSTEIN (1862) ein taktils Organ an der Kopfspitze, JOUBIN (1890) Cerebralorgane und Kopffurchen und andere Autoren das Vorhandensein von Augen erwähnt. Ich werde erst die Publikationen von KEFERSTEIN und JOUBIN besprechen, welche bis jetzt noch keine Bestätigung gefunden haben; M'INTOSH (1873), VERRILL (1895), BÜRGER, PUNNETT (1901) und COE (1905) bestreiten in dieser Gattung alle das Vorhandensein von Sinnesorganen, die Augen ausgenommen, welcher Meinung auch ich mich anschließe.

Das von KEFERSTEIN abgebildete Organ (1862, tab. 6, fig. 9) wäre nur bei *C. longissima* vorhanden. Er beschreibt es folgenderweise: „Der Kopf . . . trägt dort (vorn) einen kleinen schmalen Lappen, der sich besonders durch höchst feine und kurze Cilien auszeichnet. Die äussere Haut ist vorn am Kopfe sehr verdickt, enthält dort keine der sonst zahlreichen Schleimdrüsen, sondern ist quergestreift und sieht aus, als wenn sie aus feinen nebeneinanderstehenden Stäbchen zusammengesetzt wäre.“

M'INTOSH kritisierte diese Anweisung KEFERSTEIN's schon 1867, indem er (p. 372) meinte: „[it] resembles a slight pouting of the lining membrane of the canal for the proboscis“.

Die Zeichnung KEFERSTEIN's macht diese Annahme sehr wahrscheinlich; da auch nachher kein Organ wiedergefunden ist, das mit dem KEFERSTEIN'schen zu vereinen ist, so glaube ich mich M'INTOSH anschließen zu müssen. Die Beschreibung des Epithels stimmt außerdem vollkommen mit meinen Befunden am Kopfepithel überein; an dieser Stelle sind Drüsen überaus selten vorhanden, und die Streifung rührt also wahrscheinlich von den Epithelfadenzellen her. Auch die Höhe des Epithels ist im Kopfe größer als im Rumpfe.

Was die von JOUBIN (1890) beschriebenen „sacs céphaliques“ anbetrifft, so sind diese bei der von ihm beschriebenen Form wohl nicht zu bezweifeln. Alle andern Autoren heben aber das Fehlen von Cerebralorganen, Kopfspalten und -furchen bei den von ihnen beschriebenen Formen bestimmt hervor. Auch ich habe weder bei *C. filiformis* noch bei *C. rufifrons* oder *C. linearis* eine Spur solcher Sinnesorgane auffinden können. Das Cerebralorgan der JOUBIN'schen Art ist außerdem keineswegs so sehr einfach gebaut. Er sagt selber: „on voit que cet appareil est plus compliqué dans *Cephalothrix* qu'il ne l'est chez *Carinella*, d'après les observations de DEWOLETZKY et les miennes etc.“ JOUBIN beschrieb sie auch nur bei seiner *C. linearis*. Es kann aber wohl keinem Zweifel unterliegen, daß diese Art nicht mit der ÖRSTED'schen identisch ist.

Daß jedoch meine *C. linearis* BERGENDAL und *C. linearis* ÖRSTED dieselbe Species sind, leidet keinen Zweifel. Und bei dieser Art fehlen ganz bestimmt Cerebralorgane, Kopfspalten und -furchen. Mit keiner andern bis jetzt beschriebenen *Cephalothrix*-Art kann *C. linearis* JOUBIN aber identisch sein, allein schon des Vorhandenseins dieser Organe wegen. Wir haben also eine neue *Cephalothrix*-Art vor uns, oder *C. linearis* JOUBIN ist überhaupt keine *Cephalothrix*. Letztere Ansicht wird bestätigt, wenn man die fig. 22, tab. 26 (1890, JOUBIN) berücksichtigt. Zwischen Rhynchocölom und Darm ist der Durchschnitt eines Kanals abgebildet worden, der wohl nur ein dorsales Blutgefäß repräsentieren kann. Das Vorhandensein dieses Gefäßes bei *C. linearis* JOUBIN ist wohl ein sicheres Zeichen, daß diese Art nicht zur Gattung *Cephalothrix* gehört. Man ist also bis jetzt Cerebralorganen, Kopffurchen und -spalten in diesem Genus noch nicht begegnet.

Seitenorgane sind auch nie nachgewiesen worden.

Das Vorkommen von Augen ist aber bei verschiedenen Species erwähnt worden. So kommen epitheliale Augen gewiß vor bei *C. signata*. Ich habe mich davon an den HUBRECHT'schen Präparaten nochmals überzeugt, und es unterliegt also keinem Zweifel, daß Augen bei dieser *Cephalothrix*-Species vorhanden sind. Ebenso bestimmt fehlen sie aber bei *C. filiformis*; denn weder M'INTOSH noch ich konnten Augen bei ihr nachweisen. *Cephalothrix aliena* PUNNETT entbehrt ihrer ebenso wie *C. bipunctata* BÜRGER.

Allen als *C. linearis* bekannten Formen oder den mit ihr identischen fehlen Augen, ausgenommen eine von HUBRECHT beschriebene Art. Da aber die ursprüngliche ØRSTED'sche Beschreibung, in Übereinstimmung mit DALYELL, KEFERSTEIN, BÜRGER, VERRILL, COE und mir, das Fehlen von Augen bei *C. linearis* betont, so scheint mir das Vorkommen dieser Organe bei der HUBRECHT'schen Art nur darauf hinzuweisen, daß sie nicht zu *C. linearis* gerechnet werden darf. Das einzige Exemplar einer Neapeler *C. linearis*, das sich jetzt noch in der Sammlung des Herrn Prof. HUBRECHT befindet, ist in Schnitte zerlegt und zeigt gar keine Augen. Ich habe mich also nicht von der Zugehörigkeit der fraglichen Individuen zur Gattung *Cephalothrix* überzeugen können, meine aber nicht, wie BÜRGER, auf Grund dieses einzigen Merkmals *C. linearis* HUBRECHT aus dem Kreise der Gattung entfernen zu müssen.

Die Pigmentflecke am Kopfe von *C. rufifrons* hat man vielfach für Augen gehalten. JOUBIN schrieb noch 1890: „Cette espèce diffère de la précédente par la présence de deux points oculiformes pouvant ou non se résoudre en plusieurs petits yeux.“

BÜRGER hat aber 1895 schon betont, daß diese Pigmentflecke keine Augen darstellen, und auch ich habe bei *C. rufifrons* keine Augen gefunden.

Es bleibt uns nur noch eine *Cephalothrix*-Species übrig, nämlich *C. galathea* DIECK, der auch Augen zukommen sollen.

Ich glaube aber, daß BÜRGER Recht hatte, das Vorkommen dieser Organe bei *C. galathea* in Frage zu ziehen. Die betreffende Stelle lautet: „Die Augen sind durch zwei kommaförmige Pigmentflecke repräsentirt und liegen weit vorn, kurz vor dem Ganglion.“ Wahrscheinlich sind die sogenannten Augen Pigmentflecke wie bei *C. rufifrons* und *bipunctata*.

Aus dieser Literaturübersicht ergibt sich, daß der Gattung *Cephalothrix* bis jetzt alle Sinnesorgane abgehen, Augen ausgenommen.

Diese sind mit Bestimmtheit nachgewiesen worden bei nur einer Art, *C. signata*, und bei einer von HUBRECHT beschriebenen neapolitanischen Art, die vorläufig zur Gattung gerechnet werden mag.

Sehr merkwürdig ist es, daß die einzigen dieser Gattung zukommenden Sinnesorgane auch in so sehr primitiver Ausbildung vorhanden sind. Bei keiner andern Nemertine, auch nicht *Hubrechtia*, der einzigen mit Augen versehenen Paläonemertine, kommen epitheliale Augen vor. Eine so oberflächliche Lage der Lichtempfindungsorgane ist gewiß noch sehr primitiv. Da sie im Nemertinenstamme nur bei *Cephalothrix* vorhanden ist und alle andern Gattungen ziemlich komplizierte Augen aufweisen, welche in den Körper hineingesunken sind, so erhöht diese Merkwürdigkeit die Wichtigkeit der *Cephalothrix*-Arten für die vergleichende Anatomie der Nemertinen sehr.

Und jetzt das Fehlen von Cerebralorganen. Dieses negative Merkmal teilt *Cephalothrix* mit *Carinoma*, und BÜRGER hat 1895 schon gemeint, es in die Charakteristik der Familie, die von diesen zwei Gattungen gebildet wird, aufnehmen zu müssen. Nachdem 1903 BERGENDAL schon gegen ein solches Verfahren seine Stimme erhoben hatte, weil seitdem zwei typische Paläonemertinen, *Carinesta* und *Callinera*, beschrieben worden waren, die dieser Organe ebenfalls entbehren, nimmt BÜRGER 1905 dieses gemeinschaftliche Merkmal nochmals in die Charakteristik, jetzt in der Übersicht der Ordnungen, auf. Es scheint also, daß BÜRGER ein sehr großes Gewicht auf das gemeinschaftliche Fehlen von Cerebralorganen gerade in diesen beiden Gattungen legt; sind doch jetzt noch 3 Gattungen, *Callinera*, *Carinesta* und *Carinomella*, bekannt, die dieses Merkmal mit den Mesonemertinen teilen. Dies sind aber wahre Paläonemertinen.

BERGENDAL (1903, p. 65) schrieb schon, als er die engen Verwandtschaftsbeziehungen, welche BÜRGER zwischen *Carinoma* und *Cephalothrix* aufstellt, zu lösen versuchte: „Spezialisierte Cerebralorgane fehlen aber sowohl *Callinera* BERGENDAL wie der *Carinesta* PUNNETT, und die Ausbildung dieser Organe ist unter den Paläonemertinen so wechselnd, dass es gar nicht unwahrscheinlich sein kann, dass dieselben auch bei anderen Formen in diesem Verwandtschaftskreis zurückgebildet sein sollten.“ Die Notwendigkeit dieses Schlusses ist mir nicht sehr klar; hätte BERGENDAL anstatt „zurückgebildet sein“ „fehlen“ geschrieben, so würde ich ihm völlig beistimmen. In den genannten Gattungen eine Zurückbildung der

Cerebralorgane anzunehmen, scheint mir bis jetzt unbegründet. Höchstens wäre dies bei *Carinoma* möglich, wenn man diese Gattung mit BERGENDAL als eine spezialisierte Carinellide betrachtet.

Carinesta, *Callinera*, *Carinomella* und *Cephalothrix* bieten uns in keinem einzigen Organsystem eine Stütze für die Hypothese der Zurückbildung dieser Organe. Es sind alle äußerst primitive Gattungen, ja primitiver als *Carinella*. Wenn man aber gerade in dieser Gattung so schön die Entwicklung des Cerebralorgans vor sich gehen sieht, wie es aus einem rein epithelialen Organ zu den komplizierten Gebilden der (Hoplo- und) Heteronemertinen sich vervollkommenet, so ist doch kein Grund vorhanden, anzunehmen, daß den Vorfahren der Nemertinen schon ein derartiges Sinnesorgan angehört habe und also auch alle jetzigen Nemertinen ein Cerebralorgan aufgewiesen haben. Gerade die Entwicklungsreihe, welche wir bei *Carinella* und den Heteronemertinen nachweisen können, weist darauf hin, daß Cerebralorgane sich erst innerhalb dieses Stammes entwickelt haben. Daß es also unter den Paläonemertinen Formen gibt, denen diese Gebilde abgehen, und Formen, die sie in verschiedener Entwicklung aufweisen, kann uns nicht wundern. Zu diesen gehören natürlich *Carinina*, *Procarinina*, *Carinella*, *Hubrechtia* und die Vorfahren der Heteronemertinen, ferner die Vorfahren der Metanemertinen; *Carinesta*, *Callinera*, *Carinomella* und *Cephalothrix* rechne ich aber zu den Formen, die nie Cerebralorgane besessen haben. Es ist also das Fehlen dieser Organe eher als ein primitives Merkmal zu betrachten als auf eine Zurückbildung zurückzuführen.

Allgemeinere Resultate der Untersuchung.

1. Das einschichtige Hautepithel weist in der Vorderdarmgegend auch unicelluläre Hämatoxylinröhen auf, die noch keine Neigung zur Paketbildung zeigen.

2. Die innere Ringmuskelschicht von *C. filiformis* hat noch alle Merkmale einer Schicht des Hautmuskelschlauchs bewahrt, indem sie alle Organe umfaßt, auch die Gonaden.

3. Alle untersuchten *Cephalothrix*-Arten haben eine Längsmuskelplatte.

4. Bindegewebe hat sich nur entwickelt in der Region zwischen dem Gehirn und dem Munde.

5. In dem Nervengewebe des Kopfes hat sich eine Kopfdrüse

entwickelt, die vollkommen an die Drüsenschicht von *Callinera* erinnert.

6. Es existiert kein Unterschied zwischen einer Kopfdrüse und „submuscular glands“.

7. Der Rüssel hat sich in derselben Weise differenziert wie bei *Callinera* und weist auch Andeutungen einer entfernten Verwandtschaft mit *Carinomella* und vielleicht mit einigen primitiven Heteronemertinen auf.

8. *C. filiformis* hat eine dem Vorderdarm eigne Ringmuskulatur.

9. Ein Enddarm fehlt allen Nemertinen.

10. Eigentliche Darmtaschen fehlen.

11. Die zwei Blutgefäße anastomosieren nur dorsal in der Kopfspitze und unter dem Anus.

12. Die Nephridien sind nicht durch einen Längskanal verbunden, sondern jedes Endkölbchen mündet sofort durch einen Ausführungsgang nach außen.

13. Die dorsalen Gehirnganglien sind sehr mächtig: ihre Faserkerne hängen durch laterale Commissuren mit den ventralen zusammen, die aber sehr wenig gegen die ventrale Commissur abgesetzt sind.

14. Die dorsale Gehirncommissur liegt vor der ventralen.

15. Die dorsalen Faserkerne der *Cephalothrix*-Arten s. str. weisen keine Gabelung auf.

16. Es ist ein subepithelialer Nervenplexus im Vorderdarme vorhanden, in dem sich zwei Nerven gebildet haben, neben den Schlundnerven.

17. Die Analcommissur ist ventral.

18. Die Kopfnerven sind der Nervenschicht von *Callinera* und *Carinesta* homolog.

19. Scharf umschriebene Sinnesorgane fehlen bei der Gattung *Cephalothrix* (s. str.).

Literaturverzeichnis.

-
- 1900a. BERGENDAL, D., Über ein Paar sehr eigenthümliche nordische Nemertinen, in: Zool. Anz., Vol. 23.
- 1900b. —, Bør ordningen Palaeonemertini HUBRECHT uppdelas i tvänne ordningar Protonemertini och Mesonemertini?, in: Öfvers. Vet. Akad. Förh. 1900, No. 6.
- 1900c. —, Callinera Bürgeri BGD., en repräsentant för ett afvikande släkte bland Paläonemertinerna, in: Lund Univ. Årsskr., Vol. 36, Afd. 2, No. 5.
1901. —, Über die Nemertinegattung Callinera BGD., in: Verh. 5. internat. Zool. Congr. (Berlin) 1901.
- 1902a. —, Studien über Nemertinen. II. Valencinura bahusiensis BGD., ein Beitrag zur Anatomie und Systematik der Heteronemertinen, in: Lund Univ. Årsskr., Vol. 38, Afd. 2, No. 3.
- 1902b. —, Zur Kenntnis der Nordischen Nemertinen, in: Zool. Anz., Vol. 25.
- 1902c. —, Zur Kenntnis der Nordischen Nemertinen. II. Eine der construierten Urnemertine entsprechende Paläonemertine aus dem Meere der schwedischen Westküste, *ibid.*, Vol. 25.
- 1902d. —, Zur Kenntnis der Nordischen Nemertinen. III., in: Bergen Mus. Aarbog 1902, No. 4.
1903. —, Studien über Nemertinen. III. Beobachtungen über Carinoma OUDEMANS, in: Lund Univ. Årsskr., Vol. 39, Afd. 2, No. 2.
1898. BÖHMIG, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Nemertinen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 64.
1891. BÜRGER, O., Vorläufige Mittheilungen über Untersuchungen an Nemertinen des Golfes von Neapel, in: Nachr. Ges. Wiss. Göttingen.
1892. —, Zur Systematik der Nemertinenfauna des Golfs von Neapel, *ibid.*

1895. BÜRGER, O., Die Nemertinen, in: Fauna Flora Neapel, Monogr. 22.
1897. —, Die Nemertinen, in: BRONN Klass. Ordn. Tierreich.
1904. —, Nemertini, in: Tier-Reich, Lief. 20, Berlin.
1895. COE, Descriptions of three new species of New-England Palaeonemerteans, in: Trans. Connecticut Acad., Vol. 9.
1905. —, Nemerteans of the West and Northwest coasts of America, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 47.
1853. DALYELL, The powers of the Creator, Vol. 2, London.
1879. HUBRECHT, The genera of European Nemerteans critically revised, with description of several new species, in: Notes Leyden Mus., Vol. 44.
1887. —, Nemertea, in: Rep. sc. Res. Challenger, Zool., Vol. 19.
1865. JOHNSTON, G., A catalogue of the British non-parasitical Worms etc., London.
1890. JOUBIN, Recherches sur les Turbellariés des Côtes de France, in: Arch. Zool. expér. (2), Vol. 8.
1894. —, Les Némertiens, in: Faune française, Paris.
1897. —, Les Némertiens, in: Traité Zool. BLANCHARD, Fasc. 16.
1862. KEFERSTEIN, Untersuchungen über niedere Seethiere, in: Z. wiss. Zool., Vol. 12.
1869. M'INTOSH, On the structure of the British Nemerteans and some new British Annelids, in: Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 25.
- 1873—1874. —, A monograph of British Annelids. Part I. Nemerteans, in: RAY Society London.
1909. MEISENHEIMER, Die Excretionsorgane der wirbellosen Tiere, in: Ergebn. Fortschr. Zool., Vol. 2.
1897. MONTGOMERY, On the connective tissues and body cavities of the Nemerteans, with notes on classification, in: Zool. Jahrb., Vol. 10, Anat.
1844. ØRSTED, Entwurf einer syst. Eintheilung und speciellen Beschreibung der Plattwürmer etc., Copenhagen.
1885. OUDEMANS, A. C., Het bloedvatstelsel en de nephridia der Nemertinen, Utrecht.
1885. —, The circulatory and nephridial apparatus of the Nemertea, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 25.
1900. PUNNETT, On some South Pacific Nemerteans collected by Dr. WILLEY, in: WILLEY Zool. Results, Part 5, Cambridge.
- 1901a. —, On two New British Nemerteans, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 44.
- 1901b. —, Nemerteans, in: Fauna Geogr. Maldive Laccadive Archip., Cambridge, Vol. 1, Part 1.
1903. —, On the Nemerteans of Norway, in: Bergen Mus. Aarbog 1903, No. 2.

1846. DE QUATREFAGES, Etudes sur les types inférieurs de l'embranchement des Annelés. Mémoires sur la famille des Némertiens, in: Ann. Sc. nat. (3) Zool., Vol. 5 et 6.
1901. THOMPSON, CAR., Zygeupolia litoralis, a new Heteronemertean, in: Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia.
1892. VERRILL, The marine Nemerteans of New-England and adjacent waters, in: Trans. Connecticut Acad., Vol. 8.

Erklärung der Abbildungen.

<i>a</i> Anus	<i>k. dr.</i> \approx Kopfdrüsenzelle
<i>a. a</i> Analanastomose der Blutgefäße	<i>k. ep. f.</i> \approx Kernreihe der Epithel-
<i>a. c</i> Analcommissur der Seitenstämme	fadenzellen
<i>a. r. m</i> äußere Ringmuskelschicht	<i>k.</i> \approx Körnchendrüsenzelle
<i>bas. k</i> basale Kernreihe	<i>l</i> (Fig. 2) Lippen
<i>bas. m</i> Basalmembran	<i>l</i> Lumina des Knäuels
<i>b. g</i> Bindegewebe	<i>l. m. f</i> Längsmuskelfasern
<i>b. k</i> Bindegewebskerne	<i>l. m. p</i> Längsmuskelplatte
<i>bl. g</i> Blutgefäß	<i>l. n</i> Seitenstamm
<i>bl. g. c</i> Blutgefäßcommissur	<i>m</i> Mund
<i>bl. g. end</i> Blutgefäßendothel	<i>m. d</i> Enteronepithel
<i>b. \approx</i> Becherzelle	<i>m. ep</i> Mundepithel
<i>d. c</i> dorsaler Gehirncommissur	<i>m. n</i> dorsaler Mediannerv
<i>d. g</i> dorsales Gehirnganglion	<i>nephr</i> Nephridium
<i>d. l. m</i> Darmlängsmuskulatur	<i>n. k</i> Kerne des Nephridiums
<i>d. r. \approx</i> Drüsenzelle	<i>n. p</i> Nephridioporus
<i>e</i> Enteron	<i>n. \approx</i> Nesselzelle
<i>ent</i> Enteron	<i>p</i> Papille
<i>ent. ep</i> Enteronepithel	<i>par</i> Parenchym
<i>e. o. n</i> epithelialer Vorderdarmnerv	<i>r. b. \approx</i> Becherzellen des Rüsselepithels
<i>epfx</i> Epithelfadenzelle	<i>r. c</i> Rhynchocölom
<i>ep. v. d. n</i> epithelialer Vorderdarmnerv	<i>r. c. end</i> Rhynchocölomendothel
<i>f. dr. \approx</i> flaschenförmige Drüsenzelle	<i>r. c. l. (m)</i> Rhynchocölomlängsmuskel-
<i>gon</i> Gonade	schicht
<i>g. $\approx. k$</i> Ganglienzellkerne	<i>r. c. r. (m)</i> Rhynchocölomringmuskel-
<i>häm. dr. \approx</i> Hämatoxylin-Drüsenzelle	schicht
<i>h. ep</i> Hautepithel	<i>r. d</i> Rhynchodäum
<i>i. l. m</i> innere Längsmuskelschicht	<i>r. d. ep</i> Rhynchodäumepithel
<i>i. r. m</i> innere Ringmuskelschicht	<i>r. end</i> Rüsselendothel
<i>k</i> Kerne	<i>r. ep</i> Rüsselepithel
<i>k. d</i> Kopfdrüse	<i>retr</i> Retractor des Rüssels

<i>rh. c</i> Rhynchocölon	<i>st</i> Stäbchen
<i>rh. d</i> Rhynchodäum	<i>st. z</i> Stäbchenzelle
<i>r. l. m</i> innere Längsmuskelschicht des Rüssels	<i>s. z</i> Schleimzelle
<i>r. n</i> Rüsselnerv	<i>t. o</i> Terminalorgan des Nephridiums
<i>r. r. m</i> äußere Ringmuskelschicht des Rüssels	<i>v. c</i> ventrale Gehirncommissur
<i>s. n</i> Schlundnerv	<i>v. d</i> Vorderdarm
<i>s. n. c</i> Schlundnervencommissur	<i>v. d. ep</i> Vorderdarmepithel
<i>sph</i> Sphincter des Rüssels	<i>v. d. n</i> epithelialer Vorderdarmnerv
	<i>v. g</i> ventrales Gehirnganglion
	<i>w. fl</i> Wimperflamme

Tafel 26.

- Fig. 1. *C. filiformis*. Kopfe eines konservierten Tieres. Dorsal. 20 : 1.
 " 2. " Dsgl. Ventral. 20 : 1.
 " 3. " Querschnitt der Vorderdarmregion. 75 : 1.
 " 4. " Dsgl. der vordern Enteronregion. 75 : 1.
 " 5. " Dsgl. durch den Mund. 75 : 1.
 " 6. *C. rufifrons*. Dsgl. der Schwanzregion. 225 : 1.
 " 7. *C. filiformis*. Blutgefäß in der Vorderdarmgegend. 300 : 1.
 " 8. *C. rufifrons*. Querschnitt des Rüssels vor dem Sphincter. 375 : 1.
 " 9. *C. filiformis*. Enteronepithel. 750 : 1.
 " 10. " Vorderdarmepithel. 600 : 1.
 " 11. " Längsmuskelfasern zwischen innerer Ringmuskelschicht und Darmringmuskulatur.
 " 12. " Querschnitt des Rüssels sofort nach der Insertion. 375 : 1.
 " 13. " Querschnitt durch den Rüsselsphincter. 225 : 1.

Tafel 27.

- Fig. 14. *C. rufifrons*. Querschnitt durch die Kopfnerven. 600 : 1.
 " 15. *C. filiformis*. Querschnitt durch die Gehirngegend. 75 : 1.
 " 16. " Dsgl. in der Region zwischen Gehirn und Mund. 75 : 1.
 " 17. *C. rufifrons*. Dsgl. gerade vor dem Munde. 75 : 1.
 " 18. " Dsgl. in der Vorderdarmgegend. 75 : 1.
 " 19. *C. filiformis*. Dsgl. gerade vor dem Munde. 75 : 1.
 " 20. *C. rufifrons*. Dsgl. in der Vorderdarmregion. 600 : 1.
 " 21. *C. linearis*. Dsgl. in der vordern Gonadenregion. 150 : 1.
 " 22. *C. rufifrons*. Horizontaler Längsschnitt durch das Rüsselende. 75 : 1.

- Fig. 23. *C. rufifrons*. Längsschnitt in der hintern Gonadengegend. 75:1.
 „ 24. *C. filiformis*. Blutkörperchen.
 „ 25. „ Rhynchocöloomkörperchen.

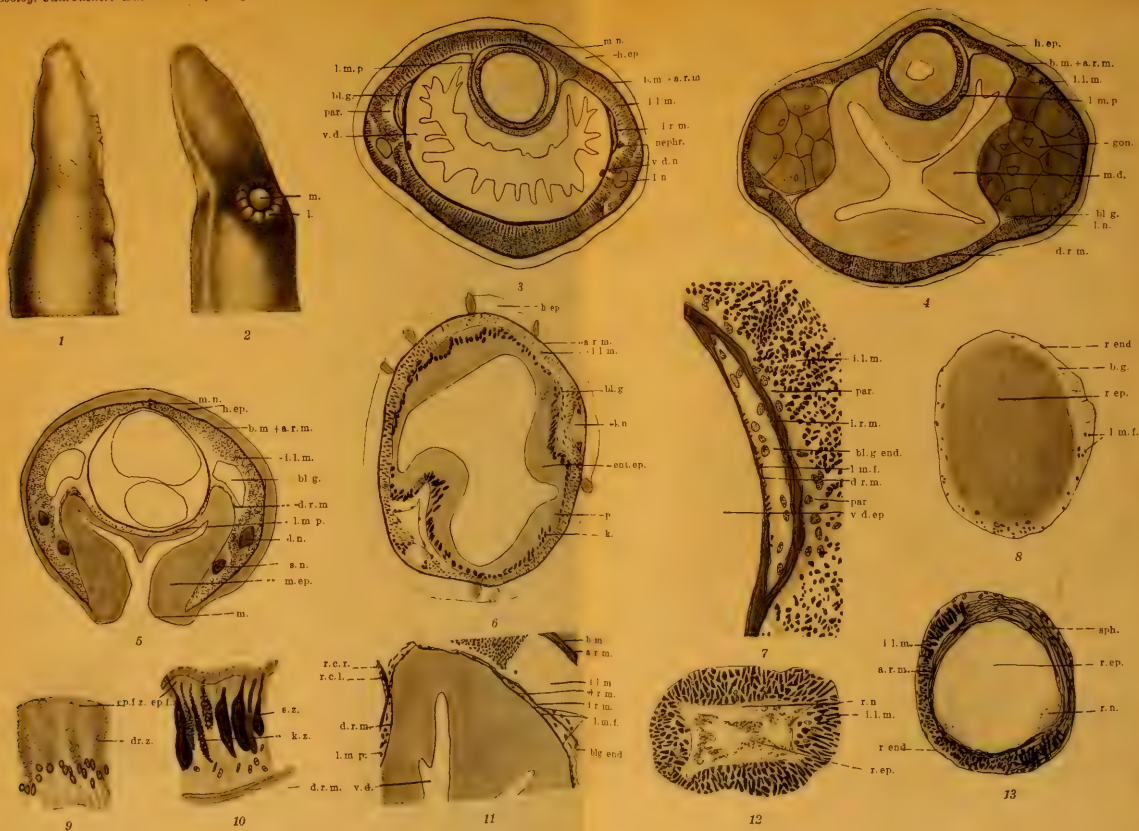
Tafel 28.

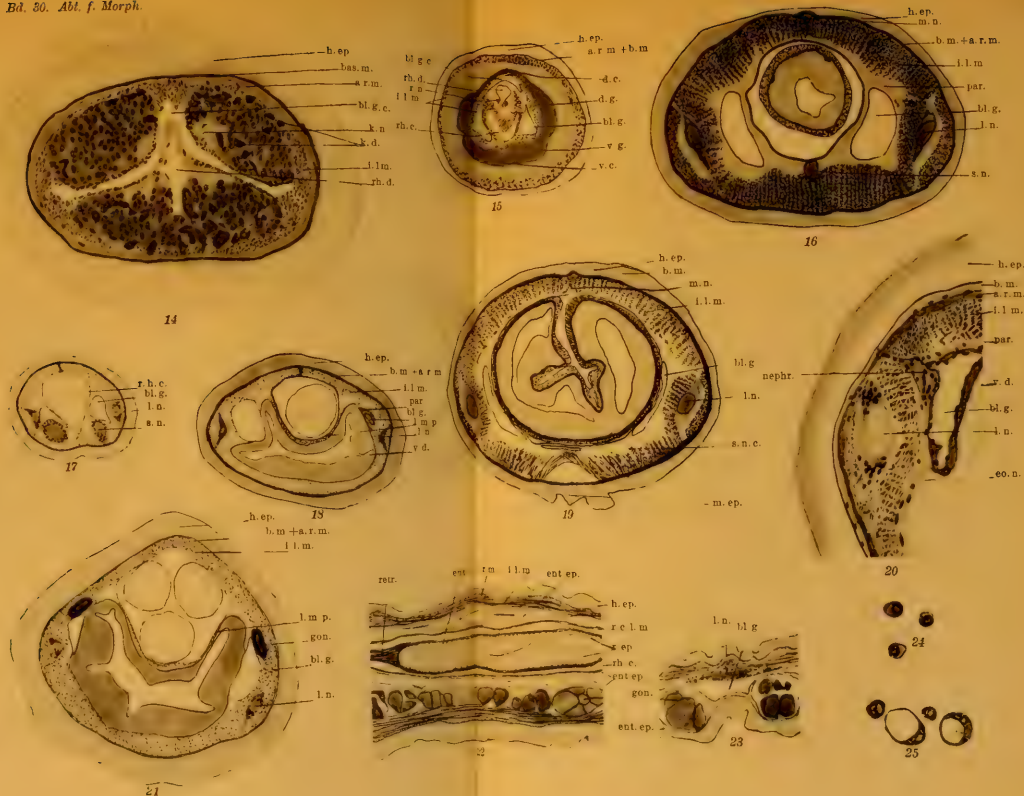
- Fig. 26. *C. rufifrons*. Hautepithel des Kopfes.
 „ 27. „ Hautepithel in der Vorderdarmregion.
 „ 28. „ Hautepithel in der Schwanzregion.
 „ 29. „ Rüsselepithel im hintern Abschnitt.
 „ 30. *C. filiformis*. Rhynchodäumepithel.
 „ 31. *C. linearis*. Endkölbchen eines Nephridiums.
 „ 32. *C. filiformis*. Dsgl.
 „ 33. *C. linearis*. Längsschnitt durch die Endkölbchen eines Nephridiums.
 „ 34. *C. filiformis*. Knäuel eines Nephridiums.
 „ 35. „ Ausführungsporus eines Nephridiums.
 „ 36. „ Auflösung der innern Ringmuskelschicht.
 „ 37. *C. linearis*. Rüsselepithel des mittlern Abschnitts.
 „ 38. *C. filiformis*. Riesenzelle des dritten Ganglienzelltypus.
 „ 39. „ Ganglienzelltypus III.
 „ 40. *C. linearis*. Zellen der Kopfdrüse.
 „ 41. *C. rufifrons*. Vorderdarmepithel.
 „ 42. *C. linearis*. Drüsiges und nervöses Gewebe des Kopfes.

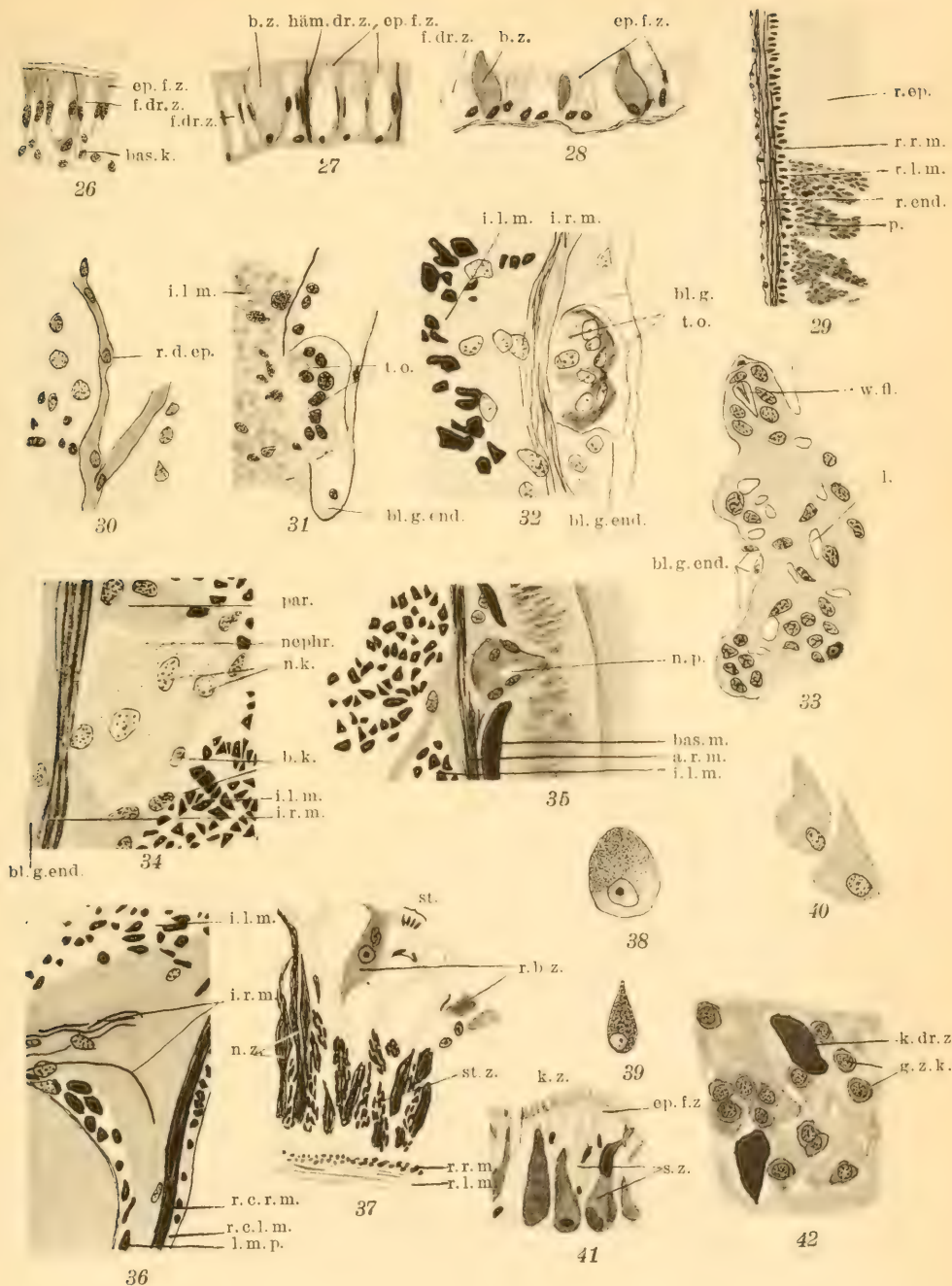
Tafel 29.

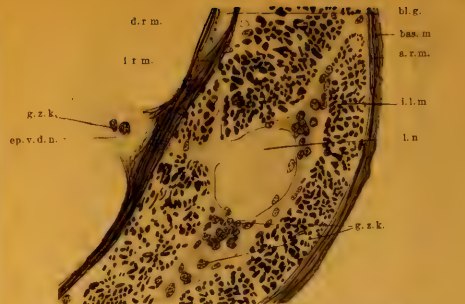
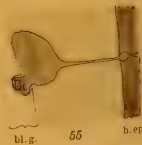
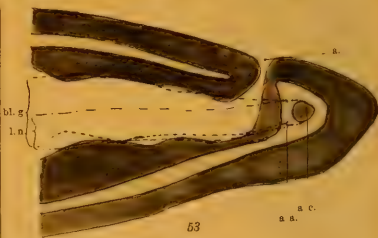
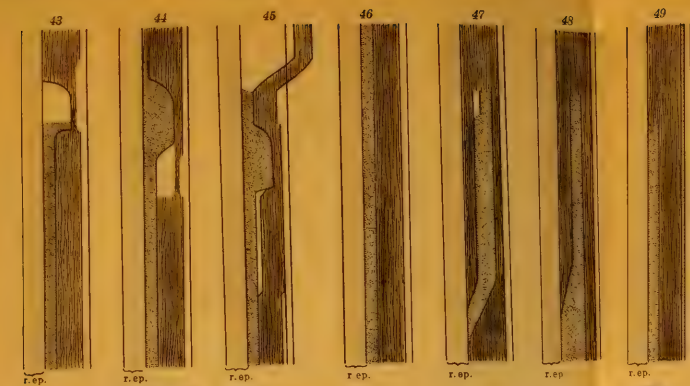
- Fig. 43. *Cephalothrix*. Schema des Rüsselbaues.
 „ 44. *Callinera*. Dsgl.
 „ 45. *Carinomella*. Dsgl.
 „ 46. Dsgl. einer Paläonemertine.
 „ 47. *Valenciura bahusiensis*. Dsgl.
 „ 48. *Parapolia*. Dsgl.
 „ 49. *Zygeupolia*. Dsgl.
 „ 50. *C. filiformis*. Nervensystem in der Vorderdarmregion.
 „ 51. *C. rufifrons*. Rekonstruktion des Rüssels.
 „ 52. „ Dsgl. der Nephridien.
 „ 53. „ Dsgl. des Schwanzendes.
 „ 54. *C. linearis*. Dsgl. eines Nephridiums.
 „ 55. *C. filiformis*. Dsgl.

- Fig. 56—58. *C. rufifrons*. Gehirnquerschnitte. Siehe Text.
" 59. *Carinesta orientalis*. Querschnitt in der Vorderdarmregion. 40:1.
" 60. *C. filiformis*. Querschnitt durch Mediannerven, Rhynchocölon-
und Rüsselwandung.
" 61. " Ganglienzellen des Rüssels.
" 62. *Carinesta orientalis*. Ventraler Abschnitt der innern Ringmuskelschicht.
" 63. " " Zusammenhang von innerer Ringmuskelschicht und Darmringmuskelschicht.
-









*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Über die Entwicklung von *Agelena labyrinthica* Clerck.

II. Teil.

Von

Gerhard Kautzsch.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel 30–34 und 29 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	536
I. Die Entwicklung des Darmtractus	537
1. Die Bildung der Rectalblase	537
a) Literatur	537
b) Eigne Beobachtungen	538
2. Die Bildung des Mitteldarms, der Mitteldarmdrüsen und des Drüsendarms („Leber“)	541
a) Literatur	541
b) Eigne Beobachtungen	542
α) Erste Entwicklung.	542
aa) Die Bildung des Mitteldarms	542
bb) Übersicht über die Dottersepten	544
cc) Die Bildung der Mitteldarmdrüsen	544
β) Spätere Entwicklung	547
aa) Die Ausbildung der Mitteldarmdrüsen	547
bb) Die Ausbildung des Darmrohrs	553
cc) Die Bildung des Drüsendarms	553

	Seite
3. Zusammenfassung der Ergebnisse über die Bildung des Darmtractus	556
II. Über die Entstehung der abdominalen Muskulatur	557
III. Die Entwicklung der Keimdrüsen	558
a) Literatur	558
b) Eigne Beobachtungen	560
α) Die Entstehung der Keimzellen und ihrer Hülle	560
β) Die Anlage der Ausführungsgänge	564
IV. Die Umbildung der 4 Abdominalextremitäten	565
1. Die oberflächlichen Umwandlungen	565
Literatur dazu	570
2. Die Entstehung der Spinndrüsen	570
3. Die Entwicklung der Lungen	571
a) Literatur	571
b) Eigne Untersuchungen	573
4. Die Entwicklung der Tracheen	584
a) Literatur	584
b) Eigne Untersuchungen	585
5. Über die phylogenetische Entwicklung der Respirationsorgane	590
Nachtrag	593

Einleitung.

Die vorliegende Abhandlung ist die Fortsetzung früherer Untersuchungen, die in dieser Zeitschrift (Vol. 28, Heft 3, 1909) veröffentlicht worden sind. Aus verschiedenen Gründen war eine Beschränkung in der Behandlung des Stoffes notwendig. Den Ausgangspunkt der Untersuchung bildeten allgemeinere Fragen, wie die nach der organbildenden Bedeutung der Keimblätter, und das phylogenetische Problem. Deshalb wurden vor allem die Entwicklung des abdominalen Darmtractus, der Ursprung und die erste Ausbildung der Keimdrüsen und die Entwicklung der Atmungsorgane behandelt. Auch einige andere Punkte mußten im Zusammenhang damit berücksichtigt werden; die Arbeit umfaßt daher im wesentlichen die Organentwicklung des Abdomens mit Ausschluß des Circulationsystems. Die Entwicklung des Cephalothorax wurde dagegen nicht berücksichtigt.

Die Untersuchungsmethoden waren die gleichen wie früher. Zum Studium der oberflächlich sichtbaren Entwicklungsvorgänge dienten wieder ungefärbte Embryonen.

Als allgemeines Ergebnis sei hier betont, daß sich die ersten Anlagen sämtlicher Organe der Araneinen mit Ausnahme der Sinnes-

organe schon vor dem Abschluß der Umrollung des Keimstreifs nachweisen lassen, zu einer Zeit, wo der langgestreckte Keimstreif mit seinen Abdominalextrimitäten und seinen Cölomsäcken noch einen ganz embryonalen, von der definitiven Form stark abweichenden Charakter besitzt.

Am frühesten differenziert sich das Nervensystem vom Ectoderm, auf dessen weitere Entwicklung hier nicht eingegangen werden soll. Zunächst möge vielmehr die Anlage des Darmkanals beschrieben und im Zusammenhang damit die allgemeine Frage nach dem Entoderm der Araneinen erörtert werden.

I. Die Entwicklung des Darmtractus.

1. Die Bildung der Rectalblase.

Von den Teilen dieses Organsystems treten zuerst Stomodäum und Rectalblase auf, wie von verschiedenen Forschern festgestellt worden ist. Die Entwicklung des Vorderdarmes soll hier nicht behandelt werden. Gleichzeitig mit dem Stomodäum, aber viel früher als das Proctodäum, erscheint die Rectalblasenanlage.

a) Literatur.

Die ersten Abbildungen von Schnitten der Rectalblasenanlage finden sich bei BALFOUR, wo sie fälschlich als blindes Ende des Proctodäums bezeichnet wird (vgl. fig. 20e bei BALFOUR mit meinen Figg. Ja und b).

Eine ausführlichere Beschreibung gibt LOCY, nach dessen Ansicht das Proctodäum durch Auswachsen seiner Dorsalwand sich zur Rectalblase (stercoral pocket) vergrößert. MORIN ist derselben Ansicht. Erst KISHINOUE erkennt, daß die Rectalblase unabhängig vom Proctodäum auftritt. Schon in seiner ersten Abhandlung läßt er sie aus einer unpaaren Cölomhöhle des Schwanzlappens hervorgehen, und auch nach einer neuern Untersuchung gibt er noch folgende Darstellung. Die Somiten des 6.—8. Abdominalsegments degenerieren, die zugehörigen Cölomhöhlen scheinen zu einem Paar zu verschmelzen. Dieses wird nun im Verlauf der Umrollung in das hervorstehende Schwanzende gestoßen. Im Schwanzlappen entsteht eine unpaare Höhlung, die der 8. abdominalen Cölomhöhle homolog ist. Die Zellen, die sie einschließen, sind die Reste der

Mesodermzellen der vorhergehenden Somiten. Das Proctodäum entsteht später als die Rectalblase.

Der nächste Beobachter, PAPPENHEIM, verwirft wieder die Angaben KISHINOUE's und schreibt der Rectalblase wie die frühern Untersucher einen ectodermalen Ursprung zu.

Im Gegensatz zu allen diesen Beobachtungen steht die Darstellung von SCHIMKEWITSCH, nach der die Rectalblase auf eine Anlage aus Entodermzellen zurückzuführen ist. Diese Anlage, zur Zeit der Anlage der Thoracalextremitäten von der Gestalt einer dorsal eingedrückten Platte, geht bis in den Schwanzlappen, wo sie jedoch von den seitlichen Mesodermzellen nicht gesondert ist. Sie differenziert sich vor dem Ausschlüpfen der Spinne in den Cloakalsack und den eigentlichen Darm, dessen Epithel nach vorn auswächst. Später erfolgt dann die Verbindung des Cloakalsackes mit dem ectodermalen Enddarm. Bei den Phalangiiden fehlt nach SCHIMKEWITSCH die ganze hintere Entodermanlage und damit auch die Rectalblase und die MALPIGHI'schen Gefäße.

Endlich soll auch nach MONTGOMERY die Rectalblase (von ihm als axial tube of definitive entoblast bezeichnet) aus Entodermzellen hervorgehen.

b) Eigne Beobachtungen.

Fig. A, ein Querschnitt durch das Hinterende eines Keimstreifs, vor der Umrollung, zur Zeit der Bildung der Abdominalextrimitäten, zeigt unter dem Ectoderm eine einfache Lage von Mesodermzellen, darunter den Dotter, in dem spärliche Zellen ohne bestimmte Anordnung verstreut liegen.

Etwas später finden wir in derselben Region medial unter dem Schwanzlappen (bei \times) eine kurze Platte von Dotterzellen (Fig. B), die bald seitlich an Ausdehnung zunimmt (Fig. C) und sich entsprechend der Hervorwölbung des Schwanzlappens hufeisenförmig zu krümmen beginnt (Fig. D, E). Dieses Stadium hat SCHIMKEWITSCH bemerkt und als hintere Entodermanlage bezeichnet. Im Schwanzlappen erfolgt dann zuerst der Zusammenschluß der Platte zu einer Röhre, wie Fig. Fa, der erste von 3 Querschnitten einer Serie, zeigt. Die Röhre ist von den seitlichen Cölomsäcken bzw. Mesodermzellen wohl zu unterscheiden, ragt ein Stück weit in den Körper hinein (Fig. Fb) und läuft dann hufeisen- bzw. trichterförmig aus (Fig. Fc). Im Schwanzlappen endigt sie natürlich blind.

Die offenen Enden stehen in enger Verbindung mit großen und

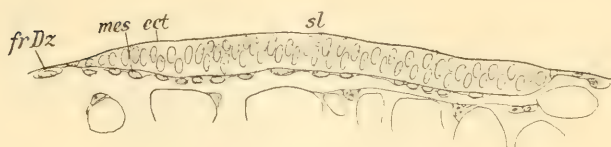


Fig. A.

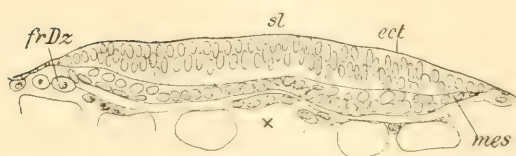


Fig. B.

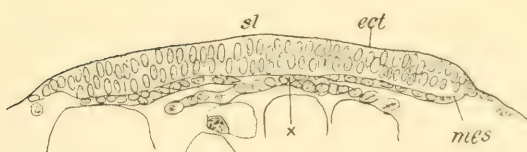


Fig. C.

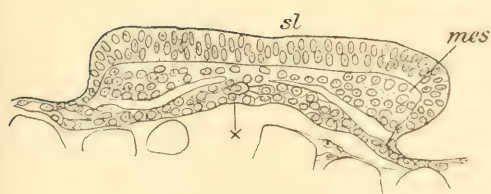


Fig. D.

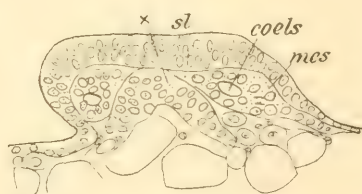


Fig. E.

Fig. A—E.

5 Querschnitte durch das Hinterende von 5 Embryonen in zunehmendem Alter, vor und zu Beginn der Umrollung. Entstehung der Rectalblasenanlage aus Dotterzellen (X). Ok. 1, Obj. 5.

kleinen Dotterzellen, die ihrerseits wieder in enger Beziehung zum splanchnischen Mesoderm stehen.

Die Fig. G, ein Sagittalschnitt durch den Schwanzlappen, zeigt die Röhre in ihrer Längsausdehnung, und zwar in dem Stadium, das KISHINOUE sah und von einem unpaaren 15. Cölomsack ableiten wollte.

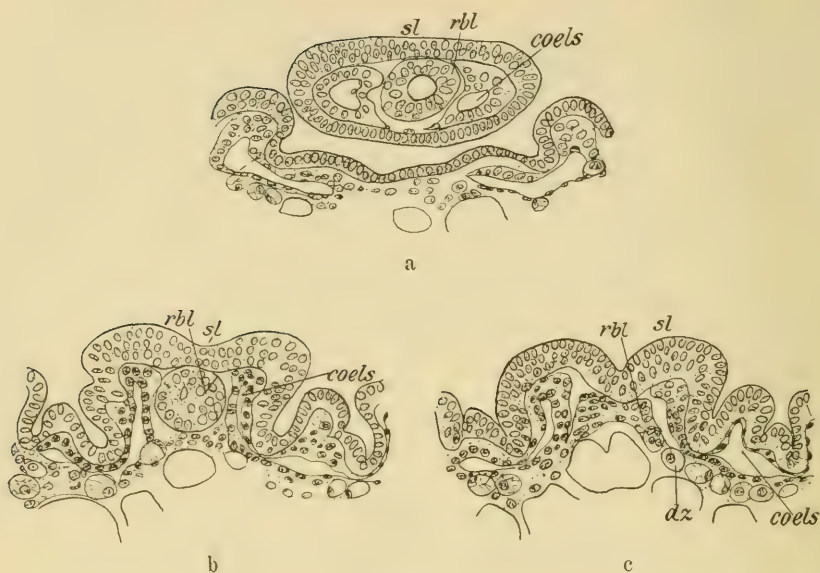


Fig. Fa—c.

Etwas älteres Stadium. Schwanzlappen vom Körper abgehoben. 3 Querschnitte durch den Schwanzlappen und die Rectalblasenanlage. Ok. 1, Obj. 5.

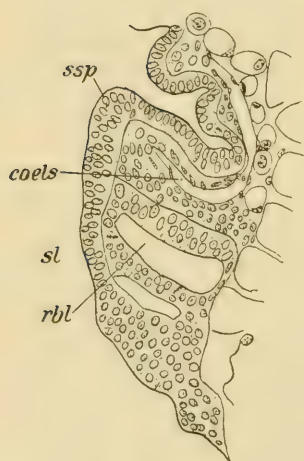


Fig. G.

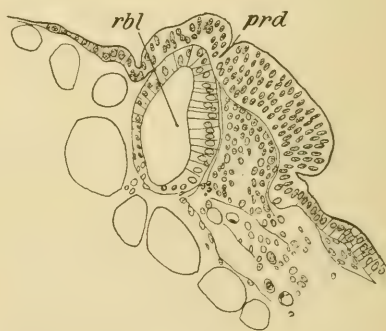


Fig. H.

Fig. G. u. H. 2 Sagittalschnitte durch die Rectalblase in zwei aufeinanderfolgenden Stadien der Reduktion des Schwanzlappens. Ok. 1, Obj. 5.

Wie LOCY schon richtig beschreibt, wird die Wandung dieser Röhre, der Rectalblase, von einem Cylinderepithel gebildet, das in der Fig. H noch deutlicher hervortritt. Hier hat sich die Schwanzspitze wieder verkürzt, zugleich ist die Rectalblase weiter ins Innere des Körpers verlegt. Die Grenz wand gegen den Dotter zeigt flachere Zellen als der übrige Teil. Zugleich sehen wir hier die erste Anlage des Proctodäums als einen Spalt im Schwanzlappen. In der Fig. 1, Taf. 30 endlich liegt die Rectalblase gänzlich unter dem Körp erniveau und zeigt den bekannten dreieckigen Durchschnitt; das Proctodäum ist schräg nach hinten gegen ihre äußere Spitze gerichtet.

Diese Beobachtungen stimmen mit den Ergebnissen von KISHINOUE, SCHIMKEWITSCH und MONTGOMERY insofern überein, als die Rectalblase völlig unabhängig vom Proctodäum und sogar einige Zeit vor ihm auftritt. Das hohe Cylinderepithel der Blase, die nur durch eine schmale Scheidewand vom Proctodäum getrennt ist, hat offenbar die oben erwähnten falschen Angaben von der ectodermalen Entstehung dieses Organs veranlaßt.

Dagegen muß ich bestimmt die Annahme verneinen, daß sich bei *Agelena* die Rectalblase auf eine von den Dotterzellen unabhängige Entodermanlage im hintern Körperende zurückführen läßt. Eine solche Anlage existiert vor der Entstehung der Rectalblase nicht. Das gleiche darf man auch für andere Spinnen (*Theridium*) vermuten, nach der Unsicherheit in der neuesten Darstellung, die diese Ansicht vertritt (MONTGOMERY). Die einzelnen Dotterzellen, die im Schwanzlappen zwischen und unter den Mesodermstreifen liegen, lassen sich nicht als ein besonderes Keimblatt von den übrigen Dotterzellen trennen.

2. Die Bildung des Mitteldarmes, der Mitteldarmdrüsen und des Drüsendarms („Leber“).

a) Literatur.

Schon bei BALFOUR finden wir die Angabe, daß die Anlage des Mitteldarmes aus Dotterzellen entsteht. Gegen den Dotter geöffnet, soll sie gegen die von ihm als Proctodäum bezeichnete Rectalblase geschlossen sein. Beide sind von Mesoblast umgeben, besonders reich das Proctodäum (Rectalblase). Aus ihr gehen die MALPIGHI'schen Gefäße hervor. Die Entstehung der Leberlappen führt schon

BALFOUR richtig auf das Eindringen der Septen in den Dotter zurück, wobei er die entodermalen Leberzellen als umgewandelte Dotterzellen von dem mesodermalen Bestandteil der Septen trennt. Diese Septen entstehen nach ihm an der Verbindungsstelle der einzelnen Somiten durch Einwuchern des splanchnischen Mesoblasts; ihre Spitze ist meist verdickt. Durch Verbindungen der Septen untereinander entstehen wahrscheinlich die Leberlappen, während axial ein Raum für den Darmkanal freibleibt.

Die Beschreibung LOCY's weicht von der BALFOUR's insofern ab, als nach ihm das Darmrohr (pre-stercoral tube) an der Ventralseite der Rectalblase in Verbindung mit ihr erscheint.

An der dorsalen Wand des Darmes bei seinem Übergang in die Rectalblase entstehen die Vasa Malpighii. Diese Beobachtung läßt LOCY einen entodermalen Ursprung des Darmes vermuten.

MORIN gibt an, daß sich die im Dotter verstreuten Entodermzellen an die innern Enden von Stomodäum und Proctodäum anlegen und offene gegeneinander wachsende Röhren bilden. Ebenso legen sich nach ihm Entodermzellen auf die mesodermalen Dottersepten und bilden die Leberzellen. Die MALPIGHI'schen Gefäße entstehen als Ausstülpungen des Proctodäums.

Auch nach KISHINOUE ist der Mitteldarm entodermal. Dagegen nimmt dieser Autor einen andern Ursprung der MALPIGHI'schen Gefäße an, nämlich vom Mesoderm der abdominalen Somiten. Er läßt sie getrennt von der Rectalblase als solide Stränge entstehen, die vorn bis zum Vorderende des 2. Abdominalsegments reichen. Die Septen sind mesodermal.

Endlich führt SCHIMKEWITSCH alle diese Bildungen auf die schon erwähnte zweifache entodermale Anlage zurück: eine hintere, die den hintern Teil des Mitteldarmes und die MALPIGHI'schen Gefäße liefert, und eine vordere „diffuse“, die aus einzelnen Zellen an der Peripherie des Dotters besteht und später das Leberepithel bildet.

b) Eigne Beobachtungen.

α) Erste Entwicklung.

aa) Die Bildung des Mitteldarmes.

Auf dem in der Fig. 1, Taf. 30 abgebildeten Stadium zeigt die Rectalblase gegen den Dotter noch eine Begrenzung aus flachen Epithelzellen. Aber bald darauf sehen wir der vordern Innenecke

der Rectalblase eine Schicht kleiner flacher Zellen vorgelagert, die hier noch kein epitheliales Aussehen angenommen haben (vgl. Fig. 2, die zugleich die Lage des Proctodäums zeigt, und besonders Fig. 3, die der gleichen Serie angehört). In der Fig. 3 gehen die Zellen des vordern innern Randes der Rectalblase ohne scharfe Grenze in die Wucherung über. Die Anlage des Darmrohrs läßt sich demnach als Ausstülpung der Rectalblase auffassen. Die Richtung des Wachstums findet offenbar senkrecht zur Längsrichtung der parallel gestellten Kerne statt. Allmählich wird die Verbindungsstelle durch die Volumzunahme der Rectalblase auf die Ventralseite der letztern verlegt, und wir sehen das Darmrohr schon in seiner definitiven Lage vor uns (Fig. 4, 5, Taf. 30).

An der Neubildung erscheint eine Ansammlung von Zellen wesentlich beteiligt, die sich namentlich über und hinter der Rectalblase findet und schon von den frühern Beobachtern gesehen wurde. Wir finden hier Zellen jeder Größe nebeneinander, bis zu den riesigen freien Dotterzellen, die besonders in die Augen fallen und sich weiter in zusammenhängender Masse über die Dorsalseite erstrecken. SCHIMKEWITSCH hielt diese Stelle bei der Rectalblase irrtümlich für die Bildungsstätte der „mesodermalen Phagocyten“, die sich von dort über die Dorsalseite verbreiten sollten. Indessen liegt hier nur ein lokaler lebhafter Assimilationsprozeß des Dotters vor; die Bildung von freien Dotterzellen findet bereits sehr viel früher statt, wie an anderer Stelle ausgeführt wurde. Wie die Abbildungen zeigen, ist es ganz unmöglich, einen Teil dieser Zellen, der später zur Darmhülle wird, von den übrigen Elementen als „mesodermal“ zu unterscheiden.

Infolge dieser außerordentlich energischen Assimilation des Dotters wird die Umgebung der Rectalblase allmählich von dem sogenannten Füllgewebe eingenommen, einer lockern vacuolisierten, zahlreiche Kerne enthaltenden Gewebsschicht. Die Wand des Darmrohrs erscheint bald deutlich mehrschichtig, wie Fig. 5, Taf. 30 zeigt. Die Epithelzellen des Rohres zeigen jetzt kubische Gestalt, während das Zellenmaterial der Umgebung sich zu einer deutlichen Hülle geordnet hat. Wie aus den Sagittalschnitten nicht ersichtlich ist, liegen auch zu beiden Seiten des Darmrohres Massen großer runder Dotterzellen, deren Material mit dem Wachstum der Anlage verbraucht wird.

bb) Übersicht über die Dottersepten.

Bevor wir die Anlage der sogenannten MALPIGHI'schen Gefäße betrachten, müssen wir die Bildung der Septen kurz ins Auge fassen, da sie mit jenen Organen in engem Zusammenhange stehen.

Die Dottersepten bilden sich, wie schon früher erkannt wurde, zuerst intersegmental im Zusammenhange mit den Grenzen der Cölomsäcke. Sie erscheinen auf seitlichen Sagittalschnitten als parallele, dorsoventral ziehende Lamellen, dringen aber nicht bis in die Mitte des Dotters vor.

Schon KISHINOUE gibt zwischen dem 2.—6. Abdominalsegment 4 solche Septenpaare an, dazu noch ein unpaares Dorsalseptum. Im 2. dieser Septen verläuft, wie wir sehen werden, der vordere dorsale Ast der Mitteldarmdrüsen und ein zu der mittlern abdominalen Sehne ziehender Muskel, im 3. gleichfalls ein Muskel und der hintere dorsale Ast der Mitteldarmdrüsen. Eine Übersicht über diese Septen zeigt der Sagittalschnitt Fig. Oa für ein späteres Stadium. Auf den durch einen jüngern Embryo geführten Querschnitten Fig. K u. Z ist jederseits das 2. und 3. Septum getroffen. Auf Frontalschnitten endlich sieht man, daß die Septen parallel verlaufen und nach vorn konvergieren, wie Fig. M für ein späteres Stadium zeigt.

cc) Die Bildung der Mitteldarmdrüsen.

Die Bildung der sogenannten MALPIGHI'schen Gefäße, die ich mit BRAUER lieber als Mitteldarmdrüsen bezeichnen möchte, ist für die Spinnen zum Teil noch nicht genau beschrieben worden, namentlich was ihre Verzweigung anlangt. Ich muß deshalb etwas näher darauf eingehen.

Die Gefäße entstehen als dorsal und lateral gerichtete Ausstülpungen an der ventralen Seite der Rectalblase. Wir wollen ihre Bildung zunächst auf Querschnitten durch das Abdomen verfolgen, die in der Richtung von hinten nach vorn geführt sind (Fig. Ja—c).

Der 1. Schnitt (Fig. Ja) zeigt die Region, wo sich Mitteldarm und Mitteldarmdrüsen von der Rectalblase trennen. Das Lumen der letztern ist in diesem Fall sehr eng, eine Erscheinung, die mitunter zu bemerken ist, wie schon LOCY wahrnahm. Die beiden Röhren erscheinen zunächst im Querschnitt (Fig. Jb). Dann gabeln sie sich jederseits. Ein schwächerer Ast zieht in derselben Richtung

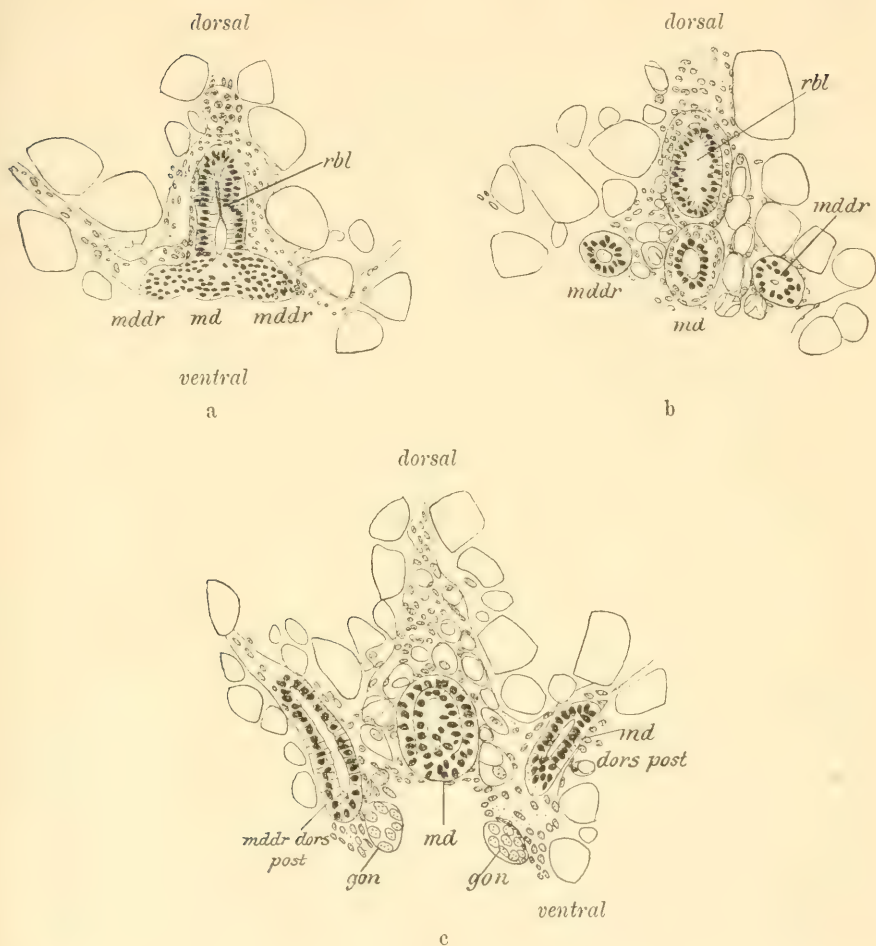


Fig. J.

3 von hinten nach vorn folgende Querschnitte durch Rectalblase, Mitteldarm und Mitteldarmdrüsen. Ok. 1, Obj. 5.

an der ventralen Dottergrenze weiter nach vorn, seine Zellen verlieren bald den Epithelcharakter und sind schließlich von den Zellen, die den Dotter begrenzen, nicht zu unterscheiden. Der Hauptstrang aber läuft jederseits im 3. Septum der Dorsalseite zu. Dabei zeigen die Hauptstränge durch eine Reihe von Schnitten das Bild der Fig. Jc, sind also hier keine engen Röhren, sondern bandförmige hohle Stränge. In ihrem weiteren Verlauf rücken sie der dorsalen Seite des Embryos

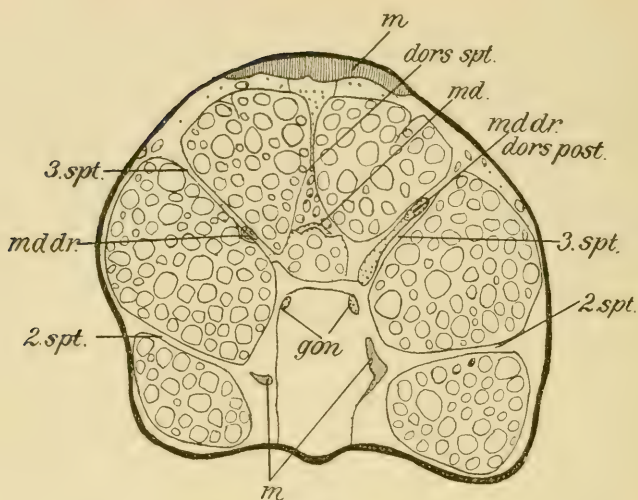


Fig. K.

Ein 4. Querschnitt aus derselben Serie wie Fig. J, noch weiter vorn. Übergang des Darmes in Dottergrenzlamellen. Abdomen transversal-frontal getroffen; 2. und 3. Septum jederseits sichtbar. Ok. 1, Obj. 3.

näher (Fig. K) und lassen sich dabei gleichfalls allmählich immer schwerer von den Zellen der Septen trennen, in denen sie liegen. Das Darmrohr ist seinerseits in einfache Dottergrenzlamellen übergegangen. Die Übergangsstelle erscheint in der Fig. K hufeisenförmig gekrümmt; diese Lamelle entspricht nur der dorsalen Darmwand. Dorsal davon liegt das unpaare Septum mit einer Menge großer runder Dotterzellen. Zu den Figg. J vergleiche man die Fig. 4, Taf. 30.

Das Längenwachstum der Mitteldarmdrüsen schreitet nun rasch weiter fort; im Querschnitt erscheinen die Röhren dann weniger auffallend als in den Figg. Ja—c. Wir sehen einige Sagittalschnitte aus der Serie, der Fig. 5 und 6 entnommen sind, in den Figg. 7—9 wiedergegeben; sie sind gegen die Abbildungen Fig. 5—6 etwa um 90° gedreht (Fig. 9 nicht ganz so viel). Jede Mitteldarmdrüse erscheint dicht neben der Mündung des Darmes als Ausstülpung der Rectalblase (Fig. 7), verläuft dann lateral und dorsal, ist also eine Reihe von Schnitten hindurch als quergetroffenes Rohr sichtbar (Fig. 8), um dann (Fig. 9) wieder im Längsschnitt zu erscheinen und endlich vor der Rectalblase nach vorn und dorsal zu verlaufen. Sie gabelt sich dann in den hintern dorsalen und den longitudinalen Ast

(Fig. 9). Der letztere, den KISHINOUE wahrscheinlich gesehen hat, ist auf diesem Stadium deutlicher ausgebildet als in dem der Figg. J. Er zieht ungefähr parallel zu den Gonaden an der ventralen Dottergrenze entlang und biegt dann dorsal ins 2. Septum ein. Der hintere dorsale Ast dagegen verläuft wie vorher im 3. Septum (vgl. Fig. Oa).

In der Nähe ihrer Einmündung in die Rectalblase stehen die Röhren wie auch der Mitteldarm in enger Verbindung mit großen runden Dotterzellen (Fig. 7, 8), die offenbar für die rasch sich teilenden Zellen der 3 Stränge Material liefern, während zugleich die Umgebung der Röhren sich in das Füllgewebe umwandelt.

Das Proctodäum steht, wie hier bemerkt werden mag, auch jetzt noch nicht in Verbindung mit der Rectalblase. Seine Wand wird jetzt von einem blasigen Gewebe gebildet, dessen Auftreten hier wie an andern Stellen des Körpers zu dieser Zeit erfolgt und ein Anzeichen für die beginnende Chitinbildung ist (Fig. 6). Der Durchbruch zur Rectalblase erfolgt erst später.

β) Spätere Entwicklung.

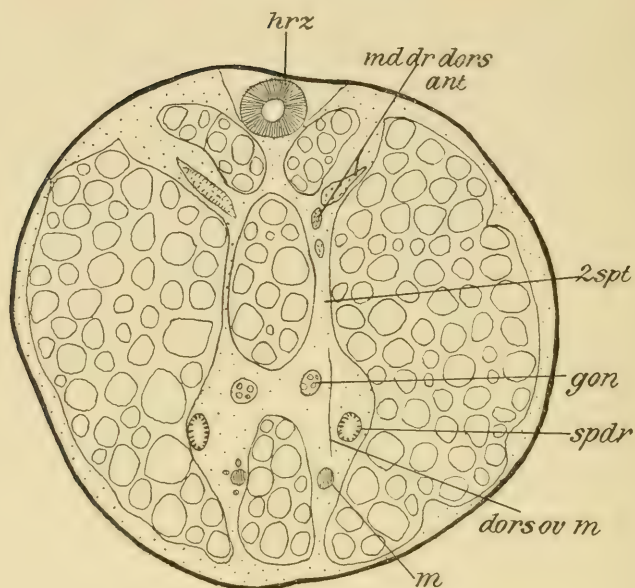
aa) Die Ausbildung der Mitteldarmdrüsen.

Zunächst wollen wir die Ausbildung der Mitteldarmdrüsen an einer Querschnittserie durch eine eben ausgeschlüpfte Spinne verfolgen, dabei aber im Zusammenhang auch die andern Organe wenigstens soweit berücksichtigen, als sich dadurch eine Wiederholung in der Figurenbeschreibung vermeiden läßt. Zum Vergleich mit den Querschnitten mögen die Figg. O dienen, die sich aber auf ein jüngeres Stadium beziehen.

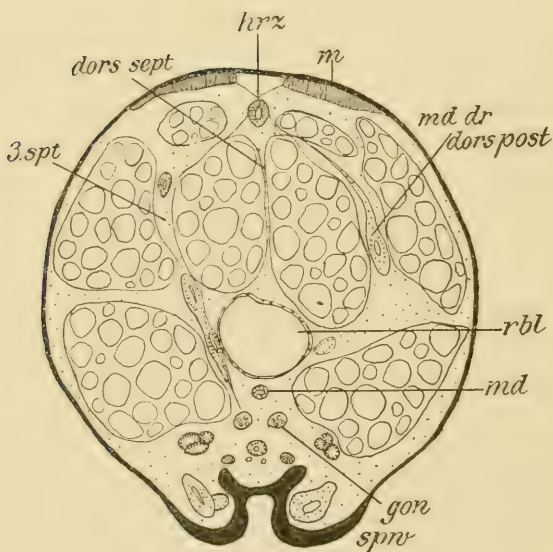
Der erste, am weitesten vorn liegende Schnitt, der die Lungen und die Genitalausführungsgänge getroffen hat, zeigt noch keine Mitteldarmdrüsen (Fig. B¹).

Dagegen sehen wir im Bereich des ersten Septenpaares (Fig. La) dorsal jederseits ein solches Gefäß angeschnitten. Da die Septen nicht rein transversale Scheidewände darstellen, sondern nach vorn gegen die Mediane konvergieren (vgl. Fig. M), so sind sie auf den Querschnitten (Fig. La und b) als dorsoventral ziehende Zellenstränge sichtbar.

Die beiden Mitteldarmdrüsenäste biegen in der Fig. La nach der Ventralseite ein und verlaufen im 2. Septum dorsoventral als vordere Dorsaläste bis in die Nähe der Gonaden. Hier ziehen sie



a



b

Fig. 1a u. b. 2 von vorn nach hinten folgende Querschnitte durch den Hinterleib einer jungen Spinne im Bereiche des 2. und 3. Septenpaares. Vordere und hintere dorsale Äste der Mitteldarmdrüsen. In Fig. 1b Rectalblase und Mitteldarm.
Ok. 1, Obj. 3.

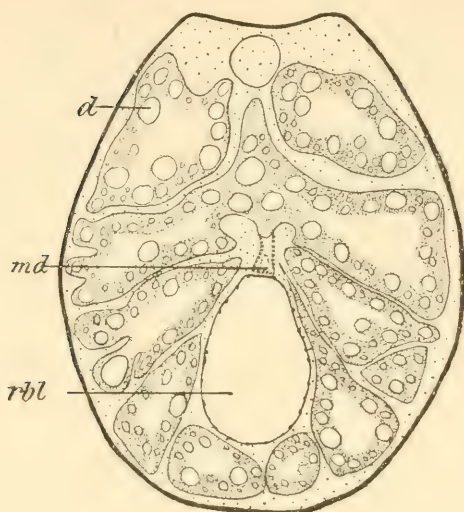


Fig. M.

Frontalschnitt durch eine etwas ältere Spinne am obern Ende des Mitteldarmes.
Die Septenpaare konvergieren nach vorn. Ok. 1, Obj. 3.

nun als longitudinale Äste weiter der Rectalblase zu, sind also auf den folgenden Schnitten quergetroffen (Fig. 11, Taf. 30; Fig. 53, Taf. 34; Fig. 12, Taf. 31). Zwischen ihnen erscheint der Anfang des Mitteldarmes zunächst als einfache Lamelle (Fig. 11, Taf. 30), die bald die Gestalt eines Hufeisens annimmt (Fig. 53, Taf. 34) und sich endlich zum Rohr schließt (Fig. 12, Taf. 31). Endlich wird dorsal vom Mitteldarmrohr die Rectalblase sichtbar (Fig. Lb); zugleich kommen von der Dorsalseite her die hintern dorsalen Äste der Mitteldarmdrüsen, vereinigen sich mit den Longitudinalästen, laufen beiderseits als bandartige Röhren an der Rectalblase entlang, gegen den Darm konvergierend, und münden schließlich neben ihm in die Rectalblase. Auf der Fig. 10, Taf. 30 sind sie kurz vor ihrer Mündung getroffen.

Über den Verlauf der hintern dorsalen Äste ist noch zu bemerken, daß sie sich, auf der Dorsalseite angelangt, nach vorn wenden und endlich zu beiden Seiten um den Dotter herum der Ventralseite zulaufen.

Diese Befunde stimmen mit BERTKAU's Beschreibung der ausgebildeten MALPIGHI'schen Gefäße überein. Der Verlauf der hintern Äste erinnert ferner an die Mitteldarmdrüsen der Acarinen, denen nach WAGNER und BONNET ein ähnlicher Verlauf zukommt, ferner

an die der Scorpione nach LAURIE's und BRAUER's Beschreibung. Ein Homologon der longitudinalen bzw. vordern 'dorsalen Äste wird von WAGNER nicht angegeben. Nach ihm und nach BONNET sollen übrigens bei den Acarinen die MALPIGHI'schen Gefäße als solide Stränge von Entodermzellen angelegt werden, durch deren Vereinigung nach BONNET die (ursprünglich paarige) Rectalblase entsteht.

Für die Pedipalpen endlich gibt SCHIMKEWITSCH an, daß jederseits von der Rectalblase aus 3 MALPIGHI'sche Gefäße angelegt werden (*Thelyphonus*), während GOUGH bei *Admetus* nur 2 Längsstämme unterscheidet. Den Phryniden scheinen diese Gefäße nach SOPHIE PEREYASLAWZEWA ganz zu fehlen, ebenso den Phalangiiden. Ihrer Entstehung nach sind die Mitteldarmdrüsen bei allen Arachnoideen, wo sie vorkommen, völlig unabhängig vom Ectoderm; sie werden deshalb am besten unter diesem Namen zusammengefaßt und den eigentlichen MALPIGHI'schen Gefäßen gegenübergestellt. Es sei bei dieser Gelegenheit noch bemerkt, daß BRAUER's Angabe, diese Drüsen entstanden bei den Spinnen an der Grenze von Mittel- und Enddarm, auf einem Irrtum beruht. Die Rectalblase ist nicht ectodermal.

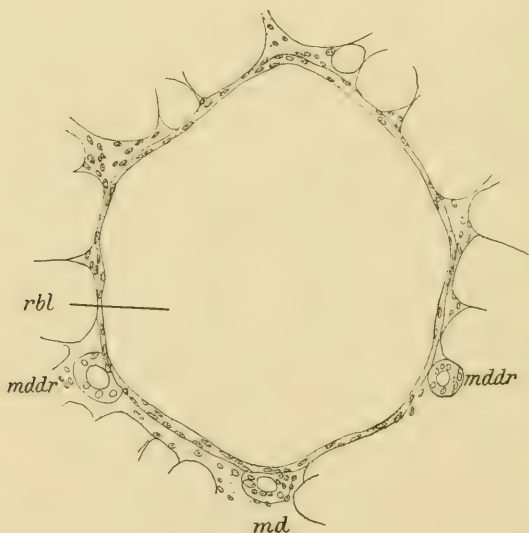


Fig. N.

Etwas älter als Fig. M. Rectalblase, Mitteldarm und Mitteldarmdrüsen aus einem Frontalschnitt. Ok. 1, Obj. 5.

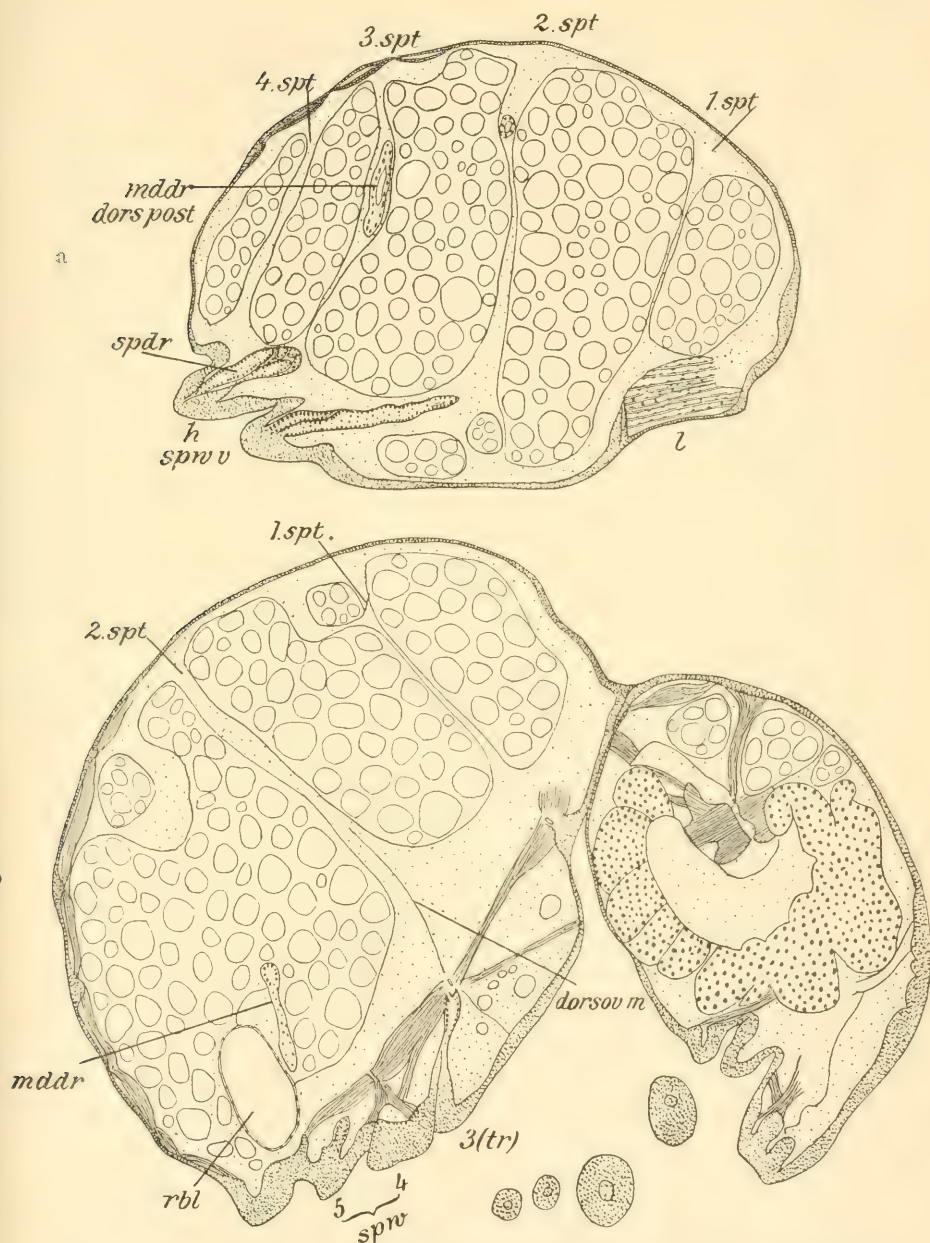


Fig. Oa u. b. 2 Sagittalschnitte durch einen Embryo kurz vor dem Ausschlüpfen.
Der Schnitt Oa ist mehr seitlich geführt als Ob. Ok. 1, Obj. 3.

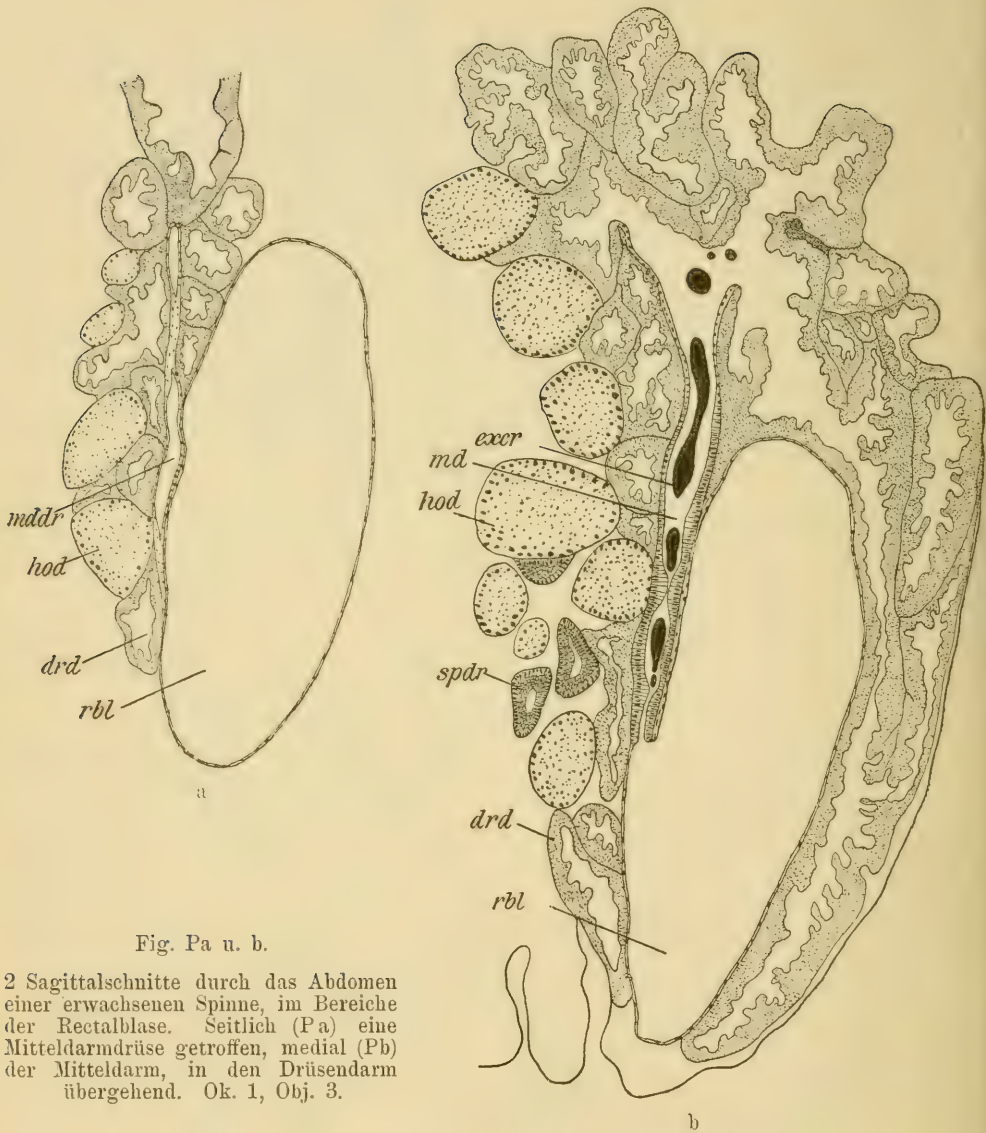


Fig. Pa u. b.

2 Sagittalschnitte durch das Abdomen einer erwachsenen Spinne, im Bereiche der Rectalblase. Seitlich (Pa) eine Mitteldarmdrüse getroffen, medial (Pb) der Mitteldarm, in den Drüsengang übergehend. Ok. 1, Obj. 3.

Wie WAGNER richtig bemerkt, entspricht während der Entwicklung der Mitteldarmdrüsen die Verminderung des Lumens und der Wanddicke dieser Röhren der Zunahme in der Länge der Gefäße. Die Längendehnung wird nach ihm durch das Wachstum der meso-

dermalen Septenzellen bedingt. Zugleich mit der Abnahme des Durchmessers platten sich die Wandzellen immer mehr ab. Das außerordentlich rasche Auswachsen der Mitteldarmdrüsen zu den verzweigten Röhren legt aber doch die Vermutung nahe, daß sie nicht allein durch Vermehrung der von der Rectalblase stammenden Zellen entstehen, sondern daß wenigstens die distalen Teile den Zellen der Septen, in denen sie verlaufen, ihre Anlage verdanken. Auch bei der erwachsenen Spinne gehen ja die Endverzweigungen der Mitteldarmdrüsen allmählich in die Spalträume zwischen den einzelnen „Leber“lappen über.

Über die spätere Entwicklung der Drüsen wäre noch zu bemerken, daß der Größenunterschied zwischen diesen Gebilden (und dem Darm) einerseits, der Rectalblase andererseits mit der Zeit immer auffallender wird, wie ein Vergleich der Figg. J, Lb, N und P zeigt. Die Mündung der Drüsen liegt auch bei der erwachsenen Spinne (in Fig. Pa nicht sichtbar) beiderseits neben der des Mitteldarmes. So beschreibt es auch BERTKAU, während nach LOMAN die Gefäße in das Ende des Mitteldarmes münden sollen. Wie wir wissen, bedeutet das keinen prinzipiellen Unterschied.

bb) Die Ausbildung des Darmrohres.

Die Fig. 5, Taf. 30 erweckt den Anschein, als ob das Epithel des Darmrohres nach vorn sich trichterförmig gegen den Dotter ausbreitet. In der Tat ist das Wachstum des Mitteldarmes von frühern Autoren als ein Umgreifen des Dotters durch den Darm geschildert worden, wie es z. B. aus den Abbildungen MORIN's ersichtlich ist. Nur bei WAGNER findet sich die zutreffende Angabe, daß der Darm den Dotter nicht umwächst.

In der Tat enthält das eigentliche Mitteldarmrohr zu keiner Zeit Dotter, und die Wände des Trichters (Fig. 5) werden nicht zu Darmepithelzellen; vielmehr behält der Darm dauernd sein enges Lumen bei, und der Beginn des Trichters bezeichnet seinen Übergang in die sogenannte Leber. Auf den Querschnitten öffnet sich an dieser Stelle die Wand des Darmrohres (Fig. 53, Taf. 34), während wir noch etwas weiter vorn eine einfache Lamelle vor uns haben (Fig. 11, Taf. 30), die schon dem spätern Drüsendarms zugehört.

cc) Die Bildung des Drüsendarms“.

Die Entstehung der Leber oder des Drüsendarms, wie ich dieses Organ lieber nennen möchte, beginnt mit der Anlage der Dotter-

septen. Wir müssen deshalb zunächst ein solches Septum genauer betrachten. Die Fig. 29, Taf. 32, zeigt das unpaare Dorsalseptum auf einem frühen Stadium. Ich möchte auf diese Abbildung besonders hinweisen. Sie zeigt deutlich, daß bei der Anlage der Septen eine Trennung von „Entoderm“ und „Mesoderm“ ganz unmöglich ist. Wir haben eine Zellenwucherung, die von den Außenrändern her vordringt, wo sich zu dieser Zeit splanchnisches Mesoderm und Dotterzellen durchaus nicht mehr trennen lassen, wie an anderer Stelle ausgeführt wurde. Die Wucherung zeigt neben kleinen Zellen auch große, mit Dotter vollgestopfte Elemente, die oft in dem schmalen Raum zwischen den Dotterschollen seitlich zusammengedrückt sind. Die Einheitlichkeit der ganzen Bildung erkennt man am klarsten an der Spitze des Septums, die sehr häufig wie in der Fig. 29 durch schmale, in der Wachstumsrichtung gestreckte Kerne charakterisiert ist, eine einfache Folge der mechanischen Bedingungen, unter denen das Vordringen erfolgt.

Nach MORIN sollen sich nun die im Dotter enthaltenen Entodermzellen auf die mesodermalen Septen niederlassen und das Leberepithel bilden. Ebenso haben die eigentlichen Dotterzellen nach WAGNER bei den Acarinen und nach KOWALEWSKY u. SCHULGIN und BRAUER bei den Scorpionen an der Bildung des Mitteldarmes keinen Anteil. Nach SCHIMKEWITSCH liegen die kleinen Zellen der vordern diffusen Entodermanlage in Gruppen beisammen und zeigen die Fähigkeit, Dotterpartikel und sogar Dotterkerne zu verschlucken, deren Zerfallsprodukte (Chromatinkörner) dann in ihnen zu bemerken sind. Von den unregelmäßig gestalteten, grobkörnigen Dotterkernen sollen sich die entodermalen Elemente durch ihren Plasmareichtum, die runde Form ihrer Kerne und das Vorhandensein von Mitosen unterscheiden.

Da sie an der Peripherie des Dotters liegen sollen, müßten sie durch die Septen ins Innere transportiert werden. Schon ein Blick auf ein vorwachsendes Septum zeigt die Unwahrscheinlichkeit dieser Annahme (Fig. 29, Taf. 32). Aber auch die Abbildung bei SCHIMKEWITSCH selbst (fig. 100 in seiner Arbeit über *Thelyphonus*) scheint mir keinen Anhalt für die Trennung von Entoderm und Dotterzellen zu liefern. Zerfallsprodukte des Chromatins lassen sich an allen Orten in dieser Periode bemerken. Die verschiedene Gestalt der Kerne im Dotter und die Häufigkeit der Mitosen ist lediglich ein Ausdruck des augenblicklichen Stoffwechselzustandes, nicht der Herkunft dieser Kerne. Bei *Agelena* ist ein Zurückverfolgen der angeblichen

kleinen Entodermzellen bis zur Zeit der Sonderung der Keimblätter ganz ausgeschlossen. Nur eine solche Kontinuität würde aber die Bezeichnung Entodermzellen rechtfertigen, wie ich auch gegenüber den neuern Befunden von MONTGOMERY bemerken muß. Übrigens ist nach den eignen Angaben von SCHIMKEWITSCH der Prozeß des Verschluckens von Dotterkernen durch die Entodermzellen bei den Pedipalpen sehr schwach und fehlt bei den Phalangiiden und Acarinen ganz. Die Beschreibungen von SOPHIE PEREYASLAWZEWA und GOUGH lassen mich ferner darauf schließen, daß auch bei den Pedipalpen „Entoderm“ und Dotterzellen nicht scharf zu trennen sind. Dem entsprechen endlich auch die Bemerkungen von LAMBERT in seiner eben erschienenen Arbeit über den Kopflappen von *Epeira*.

In Wirklichkeit bilden sich eben die Zellen des Drüsendarms aus den Zellen der Septen, die dem Dotter direkt anliegen, während die innern Elemente in den Septen zur Bindesubstanz zwischen den Leberlappen werden. Die Entstehung dieses „Leber“epithels zeigt die Fig. 12, Taf. 31 bei stärkerer Vergrößerung. Wir sehen, wie die Zellen der Grenzlamelle des Dotters die Assimilation der Dottermasse vollziehen, die dabei in kleinere Partikel zerfällt. Gleichzeitig nehmen diese Zellen an Höhe zu. Die Kerne zeigen unter sich manche Größenunterschiede, sind aber im allgemeinen größer als die Kerne der Darmhülle. Schon auf diesem Stadium bemerkt man kleine, gelbglänzende Körnchen bzw. Plättchen, die im auffallenden Licht weiß aussehen (Fig. 11, 12). Sie sind das erste sichtbare Excretionsprodukt und werden, wie neuerdings FAUSSEK richtig beschreibt, in den „Leber“zellen selbst, oft in Form von dreieckigen Anhäufungen, abgelagert. In dem spätern Stadium der Fig. 13 sind sie schon in reichlicher Menge vorhanden. Diese Figur stellt einen Frontalschnitt durch ein Stück des Drüsendarms am obern Ende des Mitteldarmrohrs dar. Die Fig. M bezieht sich auf den gleichen Schnitt; sie läßt die Metamerie der Drüsenlappen zwischen den Septen deutlich erkennen.

Wie besonders die nicht gefaltete Partie links oben in der Fig. 13 zeigt, läuft die innere Grenze des spätern Drüsenepithels der äußern durchaus parallel. Der Dotter ist innerhalb der Zellen in zahllose kleine und kleinste Kügelchen zerfallen, während im Lumen der Drüsensäcke noch größere Dotterschollen liegen. In der Fig. 13 ist links zu sehen, wie eine solche Dotterkugel von einem Plasmastrang umspinnen wird.

Die Excretionsprodukte treten nun auch im Darmrohr und in

der Cloake auf. Der Prozeß der Faltenbildung, d. h. der Oberflächenvergrößerung des Drüsendarmpithels, schreitet immer weiter fort, bis endlich die ausgebildete Form des Drüsendarms mit seiner reichen Verästelung zustande kommt. Diese zeigt Fig. Pa—b; auf der letztern kommt auch der Übergang der Darmpithelzellen in die vielfach gefalteten Drüsensäcke zum Ausdruck.

Was endlich die Bezeichnung dieses Organs anlangt, so hat früher BERTKAU dafür den Ausdruck Chylusmagen vorgeschlagen. Später zeigte dann BERLESE in einer ausführlichen Arbeit genauer, daß die Zellen dieser „grossa ghiandola“ zugleich die Verdauung und die Assimilation der aufgenommenen Nahrung wie die Abscheidung von Excreten übernehmen.

3. Zusammenfassung.

Eine aus Dotterzellen entstehende Zellenplatte bildet sich zur Rectalblase aus und liefert drei Ausstülpungen, von denen die seitlichen unter mehrfachen Verzweigungen zu den Mitteldarmdrüsen heranwachsen, während die Ausbildung der mittlern, des Mitteldarmrohres, auf eine kurze Strecke beschränkt bleibt.

Unabhängig davon erfolgt die Anlage des Drüsendarms („Leber“) durch Eindringen von Septen in den Dotter, deren Zellen eine einheitliche Wucherung bilden und genetisch weder als Mesoderm noch als Entoderm bezeichnet werden können. Das gleiche gilt für die Entstehung der Zellenhülle, die das Mitteldarmrohr umgibt.

Das Zurücktreten des eigentlichen Mitteldarmes steht mit der großen Menge des Dotters im Zusammenhang, an dessen Stelle der Drüsendarm tritt. Das Darmrohr erscheint nur noch als ausführender Abschnitt dieses ganzen Komplexes. Vom vergleichenden Standpunkt aus ist es interessant, daß sich bei den Araneinen Mitteldarm und Mitteldarmdrüsen von einer gemeinsamen Anlage ableiten lassen. Das gleiche ist nach SCHIMKEWITSCH bei den Pedipalpen der Fall; hier ist aber die Rectalblase wahrscheinlich ein ectodermales Gebilde, also dem gleichnamigen Organ der Araneinen nicht homolog. Bei den Acarinen soll nach WAGNER der Darm nicht als Ausstülpung der Rectalblase angelegt werden, sondern durch Auswachsen des zentralen Darmabschnitts entstehen. Bei den Phalangiden und Scorpionen endlich, die keine Rectalblasenanlage besitzen, erfolgt die Bildung des Darmrohres nur durch Zellen, die sich dem Dotter anlegen. Für die Pseudoscorpione fehlen genauere Angaben noch.

II. Über die Entstehung der abdominalen Muskulatur.

Die Assimilation des Dotters, deren wesentliches Ergebnis die Bildung des Mitteldarmes und Drüsendarmes ist, steht auch noch zu andern wichtigen Vorgängen in enger Beziehung. Auf der Dorsalseite des Embryos ist inzwischen die Ausbildung des Blutgefäßes und seiner akzessorischen Teile (Muskulatur) erfolgt. Wie an anderer Stelle ausgeführt wurde, läßt sich die Anlage der Blutzellen wie der Herzwand und ihrer Muskulatur zum Teil wenigstens auf Zellen zurückführen, die dem Dotter entstammen, sich über die Dorsalseite des Embryos verbreiten und überall in die dorsal vorwachsenden Cölomsackwände aufgenommen werden. Von diesem Zeitpunkt an ist eine genetische Trennung von Mesodermzellen und Dotterzellen überhaupt nicht mehr möglich. Gleichwohl bleiben die Cölomsäcke noch bis gegen Ende der Umrollung erkennbar. Die sogenannte Leibeshöhle des erwachsenen Tieres hat mit dem Cölom nichts mehr gemein, wie schon KISHINOUE hervorhebt.

Die Ausbildung der Muskulatur, die ich hier kurz berühren möchte, ist im allgemeinen an das somatische Blatt des Mesoderms geknüpft. Das gilt für die Flügelmuskulatur des Herzens, wie besonders für die ventralen Längsmuskeln des Abdomens. Auf die letztern möchte ich etwas näher eingehen, weil damit die Ausbildung anderer wichtiger Organe, der Lungen, Tracheen und Spinnwarzen, zusammenhängt.

Schon während der Umrollung erscheint die somatische Wand der abdominalen Cölomsäcke verdickt (Fig. 55, Taf. 34); ihre Kerne sind in der Längsrichtung der Cölomsäcke parallel zueinander gestreckt. Wir haben die Anlage von Muskelbündeln vor uns. Es ist eine deutlich segmentale Bildung; die Muskelzüge inserieren hinter der 2., 3., 4. und 5. Abdominalappendix. Im Verlauf der Umrollung wachsen dann diese Anhänge weiter heran und entfernen sich zugleich bedeutend voneinander. Die Muskelbündel werden dadurch immer weiter ins Innere verlagert (Fig. 18, Taf. 31; Fig. Ob). Sie erscheinen jetzt (Fig. Ob) als ein longitudinaler Strang, der durch 3 Sehnen unterbrochen ist. An diesen Sehnen inserieren Einstülpungen der Körperoberfläche hinter der 2., 3., 4. und 5. Abdominalextrimität. Bemerkenswert ist die frühzeitige Chitinisierung des Ectoderms an den Stellen, die zu den Sehnen in Beziehung stehen (Fig. 55, Taf. 34; Fig. 18, Taf. 31). bzw. an den Einstülpungen. Diese letztern, die von PURCELL als Entapophysen bezeichnet werden,

sind, wie die Entstehung zeigt und die weitere Entwicklung lehrt, nicht provisorischer Natur, wie SCHIMKEWITSCH angab.

Während für diese Muskeln also ein direkter Zusammenhang mit dem somatischen Mesoderm nachgewiesen werden kann, ist das bei andern nicht der Fall. So entstehen die Muskeln, die in den Septen dorsoventral verlaufen (in der Fig. Ob ist ein solcher Muskel punktiert dargestellt), aus den Zellen der Septen. Diese lassen sich aber nicht mehr als mesodermal bezeichnen, wie wir sahen. Aber auch die verschiedenen Muskeln, die von den Sehnen zur ventralen Körperwand verlaufen (Fig. Ob), entstehen auf ähnliche Weise. Ihre Bildung läßt sich aus der Fig. 52, Taf. 34 deutlich beurteilen, die einen Längsschnitt durch die 2. Sehne samt der zugehörigen medialen Tracheeneinstülpung zeigt (Stadium der Fig. Ob). Hier verläuft von der Sehne aus zwischen dem ventral nach vorn ziehenden dünnen Muskel und der ventral nach hinten ziehenden Trachee ein weiterer Muskelstrang senkrecht nach unten, dessen Bildung noch nicht abgeschlossen ist. Wir sehen runde, dotterbeladene Zellen, die das Material liefern, und kleinere Blutzellen zu einem Haufen vereint. Die Bildung solcher Muskeln scheint an einer zuerst vorhandenen einfachen Lamelle zu erfolgen, doch dienen die erwähnten dotterreichen Zellen offenbar nicht nur passiv als Nahrungsmaterial, sondern wandeln sich selbst in Muskelzellen um.

Wie die Figg. Oa und b zeigen, hat sich der Raum, der durch den Schwund des Bauchmarks freigeworden ist, zum Teil sekundär mit Dotter angefüllt. Später wird das lockere Füllgewebe, das hier entsteht, im wesentlichen von den Spinndrüsen verdrängt, deren Hauptentwicklung in die postembryonale Zeit fällt.

III. Die Entwicklung der Keimdrüsen.

a) Literatur.

Die Frage nach der frühzeitigen Differenzierung der Gonaden und ihrer Beziehung zu den Keimblättern steht neuerdings wieder im Vordergrund des Interesses. Für die Arachnoideen speziell liegen noch unvollständige, sich zum Teil widersprechende Mitteilungen vor.

Die bestimmtesten Angaben über eine sehr früh auftretende selbständige Anlage der Keimzellen macht BRAUER für die Scorpione.

Die Gonaden entstehen hier nach BRAUER vor der Anlage des Entoderms und Mesoderms und werden zu einer kugelförmigen Zellen-Gruppe, die in die Tiefe versinkt. Durch die Abgrenzung gegen die Umgebung und durch geringere Färbbarkeit sind sie charakterisiert. Die oft wahrnehmbaren Unterschiede in der Zahl der Keimzellen auf spätern Stadien würden nach BRAUER möglicherweise mit der sexuellen Differenzierung zusammenhängen.

Während die Keimzellenanlage ursprünglich als kugelförmige Verdickung am Hinterende liegt, verschiebt sie sich später nach vorn, anfangs aktiv, dann passiv. Zugleich verschwindet die runde Form der Gruppe, die sich zu einem Strang umwandelt, dessen Zellen im lockern Verband liegen. Indessen treten die Keimzellenkerne durch Größe, Form und geringe Färbbarkeit deutlich hervor. Anfangs nur von Ectoderm und Entoderm begrenzt, werden die Keimzellen später vom Mesoderm umwachsen und erhalten so ihre Hülle, während sich das übrige Mesoderm zu Cölomsäcken umwandelt.

Dieser Darstellung BRAUER's entspricht, wie es scheinen könnte, die Angabe von FAUSSEK, daß bei den Phalangiiden die Keimzellen schon im Blastodermstadium als deutlich abgrenzbare Zellengruppe auftreten, die später in den hintern Abschnitt des Embryos zu liegen kommt. Aber nach SCHUMKEWITSCH hat FAUSSEK die Anlage des Mesoentoderms (Mesoderm und Dotterzellen!) für die Genitalzellen angesehen, während nur die Zellen der hintern indifferenten Anlage, die nicht zum Aufbau der Keimblätter dienen, die Keimzellen liefern sollen. WAGNER läßt den Ursprung der Geschlechtszellen bei *Lodes* unentschieden; nach ihm wie nach BONNET wachsen die Gonaden von vorn nach hinten aus. Für die Pedipalpen findet sich die Angabe von GOUGH, nach der die Gonaden im 2.—7. Abdominalsegment liegen und sich durch ihre Größe auszeichnen. Bei den Solifugen werden nach HEYMONS die Keimzellen vor dem Entomesoderm als Cumulus primitivus angelegt. Für die Araneinen endlich liegen verschiedene, sich widersprechende Angaben vor.

KISHINOYE vermutet, daß die Genitalzellen im ersten abdominalen Septenpaar entstehen. Nach JAWOROWSKI werden sie dagegen bei *Trochosa singoriensis* mesodermal in der Wand des 1. und 2. abdominalen Cölomsackes angelegt. Sie erscheinen später als Strang mit 3 Anschwellungen, dessen Entwicklung vorn früher als hinten stattfindet. Umgekehrt läßt PURCELL bei *Attus floricola* die Keim-

zellenstränge am Hinterende des Embryos entstehen und dann nach vorn wachsen.¹⁾

Ferner bringt STRAND einen hufeisenförmigen Zellenhaufen am 15. Cölomsack mit den Keimzellen in Verbindung, aber ohne sein weiteres Schicksal festzustellen. Die Entwicklung der Genitalstränge verfolgt er bis zum Zeitpunkt der Konzentration des Bauchmarks zurück.

Dagegen kommt neuerdings MONTGOMERY nach spezieller Untersuchung der Frage bei *Theridium* zu dem Ergebnis, daß die Genitalorgane mit Sicherheit erst geraume Zeit nach der Umrollung unterscheidbar werden. Doch vermutet er schon auf frühern Stadien in gewissen Zellen, die sich durch ihr Chromatin oder ihre Größe auszeichnen, die Keimzellen, so in großen Zellen auf dem Cumulus-Stadium und später, vor der Umrollung, in einem Haufen kleiner Zellen, die medial im Abdominalteil des Keimstreifens liegen sollen. Doch versieht MONTGOMERY selbst alle diese Angaben mit einem Fragezeichen.

b) Eigne Beobachtungen.

a) Die Entstehung der Keimzellen und ihrer Hülle.

Durch frühere Untersuchungen bin ich zu dem Ergebnis gekommen, daß die Zurückführung der Genitalzellen auf eine primitive, wohl abgrenzbare Zellengruppe im Sinne BRAUER's hier nicht möglich ist. Die beiden Cumuli bieten keinen Anhalt für diese Annahme. Denn der zweite Cumulus löst sich in einzelne Dotterzellen auf; zudem bezeichnet er wenigstens bei *Agelena* nicht das Hinterende, wie selbst neuerdings wieder MONTGOMERY für *Theridium* und zuletzt LAMBERT für *Epeira* im Anschluß an BALFOUR's irrtümliche Vermutung angeben. Er hat vielmehr keine bestimmte Lage zum Embryo und kommt mitunter sogar dorsal zu liegen, wie an anderer Stelle ausgeführt wurde.

Der erste Cumulus muß zwar Material auch für das Hinterende liefern; aber die Zellenverdickung, die am Hinterende beim Auftreten der Protozoniten zu sehen ist, beruht zum Teil auch auf Neubildungen und entspricht nur der großen Zahl von Abdominal-

1) In diesem Sinne ist ein irrtümliches Zitat in meiner ersten Abhandlung (p. 34, Zeile 6—7 von unten) zu berichtigen.

segmenten, die von diesem Bezirk des Embryos gebildet werden. Sehr bald schon finden wir im Abdominalteil ein einschichtiges Mesoderm, das sich allmählich in segmentale Zellenhaufen gliedert, ohne daß irgendwelche Zellen oder gar eine Zellengruppe durch Färbung oder Kerngröße sich durchgehend von ihrer Umgebung unterscheiden ließen. Einzelne abweichende Zellen, wie sie MONTGOMERY beschreibt, lassen sich natürlich auf allen Stadien hier und da auffinden, aber eine Kontinuität ist hier nicht vorhanden.

Dagegen sind die Keimzellen schon vor dem Abschluß der Umrollung nachweisbar. Schon bald, nachdem die Extremitätenrudimente des Abdomens erschienen sind, fallen mitunter Anschwellungen in den Wänden einiger abdominalen Cölomsäcke auf, die in dem Maße deutlicher hervortreten, als sie sozusagen in der Entwicklung hinter den Zellen ihrer Umgebung zurückbleiben, die infolge fortgesetzter Teilungen bald kleinere, dunklere Kerne zeigen. Einmal die Größe und die schwächere Färbung der Kerne, sodann aber vor allem die netzartige embryonale Struktur des Plasmas unterscheidet diese Zellenhaufen — es sind die Keimzellen — bald sehr scharf von ihrer Umgebung. Beim Durchgehen der Serien genügt dann das Erscheinen eines einzigen Kerns mit etwas Plasma, ja schon das Auftreten eines protoplasmatischen Streifens zur Diagnose, die dann durch die nächsten Schnitte bestätigt wird. Es sei dabei hervorgehoben, daß die Konservierung mit ZENKER'scher Lösung diese Unterscheidung ebenso leicht ermöglicht wie die mit FLEMMING'scher Lösung. Die letztere, die bei BRAUER's Untersuchungen allein die Zurückverfolgung der Genitalzellen gestattete, führte bei meinen Objekten auch nicht weiter als die ZENKER'sche Flüssigkeit. In beiden Fällen kam ich bis zu einem Stadium, wo die Keimzellen von den Cölomsackzellen nicht mehr sicher zu unterscheiden sind; die Differenzierung tritt allmählich ein.

Im weitem Verlauf der Umrollung treten nun die Gonaden immer deutlicher als ovale kompakte Zellenhaufen im 3.—6. abdominalen Cölomsack auf. Fig. 14, Taf. 31, gibt einen Querschnitt durch einen Embryo vom Alter der Figg. R—S wieder, der vor den vier Abdominalextremitäten und parallel zu ihnen geführt ist. Wir sehen den 3.—5. Cölomsack, nach außen vom Bauchmark begrenzt. Die runden Konturen der Gonaden treten in den Cölomsäcken 3—5 hervor; die einzelnen Anschwellungen sind nicht isoliert, wie es scheinen könnte, sondern von einem Cölomsack zum andern durch Zellen verbunden. Das zeigen z. B. die Figg. 15 u. 16, die 2 nahe aufein-

anderfolgende Schnitte einer Querschnittserie im Bereich des 5. und 6. Abdominalsegments darstellen.

Die Keimzellenhaufen liegen in dem hintern Abschnitt jedes Cölomsackes, wie die Fig. 14 und für ein späteres Stadium Fig. 17 (ein Sagittalschnitt) zeigen. Im 6. Cölomsack liegen meist weniger Zellen als in den vorhergehenden; doch fand ich auch einmal die letzte Anschwellung ebenso stark wie die vorhergehenden. Der weitere Verlauf der Umrollung nähert die Abdominalextrimitäten einander auf der Ventralseite; wir erhalten infolgedessen jetzt auf Sagittalschnitten das gleiche Bild der Genitalstränge wie in frühern Stadien auf Querschnitten. Nur divergieren die Gonaden nach vorn, sind also auf genauen Sagittalschnitten immer nur zum Teil zu sehen. Wir betrachten zunächst den schrägen Sagittalschnitt Fig. 18. Die Keimzellenstränge liegen ventral am Dotter und sind nach wie vor von den Zellen der zugehörigen Cölomsäcke umgeben, die sich ihnen als Hülle anlegen. Durch den Schwund des Bauchmarkes und die starke Entwicklung der aus den somatischen Cölomwänden hervorgehenden abdominalen Längsmuskulatur sind sie jetzt vom Ectoderm ziemlich weit getrennt. Die Fig. 18 zeigt im Anschnitt die ersten drei Anschwellungen einer Gonade, die deutlich den darunter liegenden Abdominalsegmenten 3—5 entsprechen, während auf dem Sagittalschnitt Fig. 19 das Hinterende einer Keimdrüse mit der kleinen vierten Anschwellung, dem 6. Abdominalsegment entsprechend, zu sehen ist. Der Schnitt läßt auch die Verbindung der Keimzellenhaufen durch einen Strang gleicher Zellen deutlich erkennen.

Die Anschwellungen sind also nicht zufällig, wie ich gegenüber STRAND betonen muß, sondern ein ursprünglicher Charakter der Gonaden, der ihrem segmentalen Auftreten entspricht. Mit der sexuellen Differenzierung haben sie nichts zu tun. Ich fand sie vom ersten Auftreten der Gonaden an bis zu diesem Stadium auf sämtlichen untersuchten Serien, unter denen sicher beide Geschlechter vertreten waren, wie ich nach Analogie mit dem spätern prozentualen Verhältnis annehmen darf.

Ferner scheint mir auch die Zellgröße oder das Vorhandensein gewisser Struktureigentümlichkeiten, namentlich ein durch Eisenhämatoxylin deutlich hervortretender Nucleolus (Fig. 18), jetzt noch kein ausreichendes Merkmal für die Unterscheidung der Geschlechter zu liefern. Das Plasma der Gonaden färbt sich wie früher etwas heller als das der Umgebung.

Erst später treten die Unterschiede der Geschlechter deutlicher hervor. Die beiden Stränge reichen nun unter dem Dotter von der Rectalblase bis zu den Lungen, vorn an Stärke abnehmend und zugleich divergierend. Fig. 20 stellt einen Längsschnitt durch ein Stück Hoden, Fig. 21 durch ein wenig älteres Ovarium dar. Wie STRAND zutreffend bemerkt, sind die Hodenzellen kleiner als die Ovarialzellen; dagegen ist die übrige Beschreibung dieses Autors erst umgekehrt richtig. Dem größern Umfang der Ovarialzellen entspricht nämlich eine größere Dicke nicht der Hoden, sondern der Ovarien; auch die Anschwellungen bleiben bei diesen deutlicher, während sie bei den Hoden zurücktreten (vgl. Fig. 21 u. 20). Dementsprechend haben nicht die Hoden, sondern die Ovarien einen kreisförmigen Querschnitt, während die dünnen Hoden etwas elliptisch erscheinen können (vgl. die gleichaltrigen Hoden und Ovarien eines etwas ältern Stadiums auf den Fig. 22 u. 12, Taf. 31).

Auf der Fig. 10, Taf. 30 sind die Ovarien nahe ihrem Hinterende bei der Rectalblase quergetroffen; ihre Zellen haben hier den Charakter einfacher Mesodermzellen, wie sie den Keimzellen weiter vorn als Hülle anliegen.

Noch deutlicher wird der sexuelle Unterschied auf einem etwas spätern Stadium. Der in Fig. 23 abgebildete Hoden ist etwas älter als das Ovarium in Fig. 24, aber deutlich schmaler. Das Plasma zwischen den Hodenzellkernen ist homogener gefärbt als das der Ovarialzellen, von denen einige bereits eine bedeutende Größe erreicht haben. Die Zusammenballung des Chromatins in der Mitte des Kerns, die nach STRAND für die Ovarialzellen charakteristisch ist, läßt sich hier wie in den Hodenzellen beobachten, wie die Figg. 20—24 zeigen. Am Hinterende sind die Ovarien besonders dick (Fig. 12, Taf. 31); doch vgl. Fig. 10 weiter hinten. Die Peritonealhülle der Gonaden bildet sich nach STRAND durch Anlagerung der Genitalstränge an die Innenseite der Bauchmesenterien bzw. das splanchnische Blatt des Mesoderms, im vordern Teil durch Anlagerung an die dorsale Dottermasse. Die Hülle würde danach anfangs im hintern Teil nur auf der Außenseite, vorn an der Oberseite der Gonaden vorhanden sein und dann seitlich um diese herumwachsen. Diese Beobachtungen kann ich im wesentlichen bestätigen. Die Hülle der Keimdrüsen ist mesodermaler Natur und wird vom splanchnischen Blatt geliefert. Aber sie entsteht nicht jetzt erst durch Anlagerung der Gonaden, denn diese stehen, wie aus der ge-

schilderten Entwicklung hervorgeht, von Anfang an in Beziehung zum splanchnischen Mesoderm.

Die Unterseite der Keimdrüsen erscheint deshalb später frei von einer Hülle, weil sich das somatische Blatt bzw. die daraus hervorgehende Muskulatur von ihr entfernt. Ein Blick auf die Fig. 18, Taf. 31 wird das bestätigen. Andere Verhältnisse würden dagegen nach SCHIMKEWITSCH bei den Phalangiiden vorliegen, wo die Genitalanlage anfangs zwischen Ectoderm bzw. Nervensystem und Dotter liegen und dann erst von den Mesodermstreifen beiderseits umwachsen werden soll.

Die Kerne der Gonadenhülle färben sich dunkel; sie treten auch auf den Querschnitten deutlich meist auf der Außenseite hervor (Fig. 11, Taf. 30; Fig. 12, Taf. 31).

β) Die Anlage der Ausführungsgänge.

Über die Bildung der Ausführungsgänge liegen zwei sich widersprechende Darstellungen vor. PURCELL gibt für *Attus floricola* etwa folgende Beschreibung:

Frühzeitig bilden sich in den Abdominalsegmenten medial an der Übergangsstelle jedes Cölomsackes in die Appendix mesodermale Röhren, die medial blind enden, lateral sich trichterförmig in den Cölomsack öffnen. Zuerst sind die Röhren in allen Appendices von gleicher Größe, dann atrophieren die des 3.—5. Anhanges, während sich die der Lungenextremitäten stark entwickeln. Ihre offenen Enden erreichen schließlich die Vorderenden der Genitalstränge, die von ihrem Ursprungsort am Hinterende des Keimstreifes vorwärts gewachsen sind. Die blinden Enden dieses Röhrenpaares, die Genitalgänge, wachsen längs der innern Oberfläche der Hypodermis nach der Medianlinie auf einander zu, bis sie sich mit der ectodermalen Genitalöffnung verbinden. PURCELL vergleicht diese Bildung den Coxaldrüsen und weiterhin den Nephridien.

Dagegen werden nach STRAND die Ausführungsgänge bei *Agelena* als solide Stränge angelegt, die allmählich nach unten gegen die Mitte der Ventralseite einander zuwachsen, um sich dort zu vereinigen.

Meine eignen Beobachtungen über die Anlage der Ausführungsgänge bestätigen im wesentlichen die Angaben PURCELL's. Auf dem Stadium der Fig. 18 erscheint die somatische Wand des 2. abdominalen Cölomsackes in einen röhrenförmigen Fortsatz ausgezogen, der gegen die Körperoberfläche an der Innenseite der 2. abdominalen

Extremität gerichtet ist (Fig. 25, Taf. 32). Ein Sagittalschnitt durch ein späteres Stadium (Fig. 26), der die 2. Abdominalextremität in dem Winkel zwischen Cephalothorax und Abdomen medial getroffen hat (das mediale Ende der Lunge ist noch sichtbar), läßt schon die Stelle erkennen, wo der Durchbruch nach außen erfolgen wird. Die Fig. 27 bestätigt dies; der Ausführungsgang ist deutlich erkennbar und erscheint jetzt und später (Fig. 28) sekundär als solider Strang, in dem sich erst nachträglich ein Lumen ausbildet. Diesen Stadien entspricht die Beschreibung STRAND's von der soliden Natur der Ausführungsgänge. Fig. B¹ zeigt beide Gänge des Stadiums der Fig. 28 im Querschnitt: sie liegen der Innenseite der Lungen an und münden hier noch getrennt voneinander auf der Ventralseite. Eine ectodermale Einstülpung ist bis jetzt nicht vorhanden. Infolge der Schnitttrichtung ist auf den Figg. 25—27 der Zusammenhang der Gänge mit den Gonaden nicht sichtbar.

Wir haben also im Ausführungsgang einen umgewandelten Teil bzw. eine Ausstülpung des 2. abdominalen Cölomsackes zu sehen, während die Keimzellen im 3.—6. Segment entstehen und von den Zellen der Cölomwände ihre „peritoneale“ Hülle erhalten. Diese 5 Cölomsäcke stehen von Anfang an in Verbindung. Ein Wachstum der Keimzellenanlage von hinten nach vorn und ein Auswachsen des Trichters am 2. Segment nach innen bis zur Vereinigung mit den Gonaden, wie es PURCELL beschreibt, findet hier nicht statt.

Nach ihrer Entstehung sind die Ausführungsgänge den Coxaldrüsenanlagen der Phalangiiden (LEBEDINSKY) und Scorpione (LAURIE, BRAUER) vollkommen homolog (vgl. auch BERTEKAU), und es liegt nahe, sie mit PURCELL als umgewandelte Nephridien aufzufassen, wie es auch SCHIMKEWITSCH für die Phalangiiden annimmt.

IV. Die Umbildung der Abdominalextremitäten.

1. Die oberflächlichen Umwandlungen.

Die Anlage der Lungen, Tracheen und Spinnwarzen der Araneinen ist aufs engste mit den Abdominalanhängen verknüpft. Es ist deshalb nötig, zunächst an Oberflächenbildern deren Umwandlungen zu verfolgen. In den Textfigg. Q—V sind die Abdominalextremitäten in 6 aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien zu sehen. Die Fig. Q gibt eine der beiden Keimstreifhälften wieder. Dorsal sind hier die Segmente noch nicht weit vorgewachsen; die 4 Appen-

dices sind als runde Knöpfe zu sehen; zwischen dem vordersten, Anhang (2. Segment) und der 4. Thoracalextremität liegt die Lücke, die das 1. Abdominalsegment bezeichnet.

Da der Embryo schräg von hinten gezeichnet ist, sieht man auf die Hinterseite des Anhangs vom 2. Segment. Auf dieser Rückwand sind 3—4 feine dunkle Parallellinien zu sehen, die schräg nach der Innenseite der Keimstreifhälfte verlaufen. Wenn wir berücksichtigen, daß die beiden Hälften des Abdomens schon etwas nach außen divergieren, können wir die Richtung der Falten in bezug auf den ganzen Embryo ungefähr als lateral-medial oder horizontal bezeichnen. In der Figur sind die dunklen Linien etwas schärfer gezeichnet, als sie in Wirklichkeit erscheinen. Ihnen entsprechen ebensoviel Einfaltungen in die Rückwand des Höckers. Die zwischen den Linien liegenden hellen Streifen will ich als (Ectoderm-)Falten bezeichnen, ein Ausdruck, den die Betrachtung der Schnitte später rechtfertigen wird.

Lateral von der äußersten, oder am meisten proximal und dorsal liegenden Falte liegt ein Spalt, der sich besonders scharf vom hintern Außenrand des Anhangs abgrenzt und die Öffnung einer lateral gerichteten Einstülpung bildet. Wir haben hier die erste

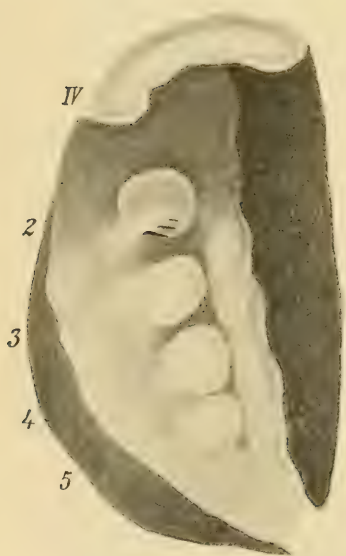


Fig. Q.

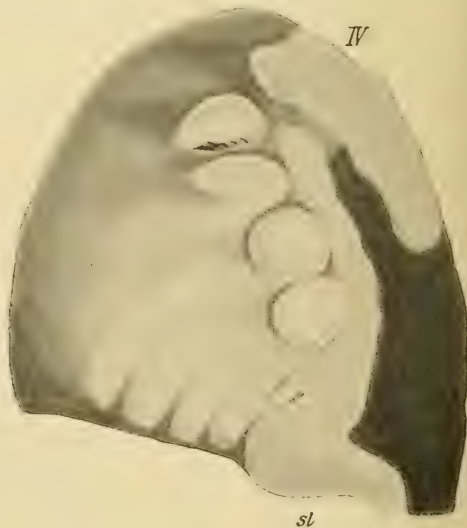


Fig. R.

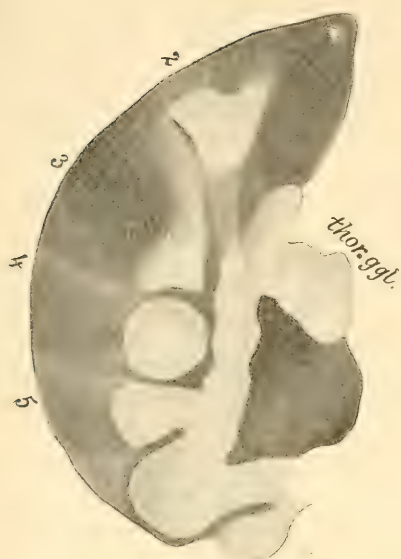


Fig. S.



Fig. T.

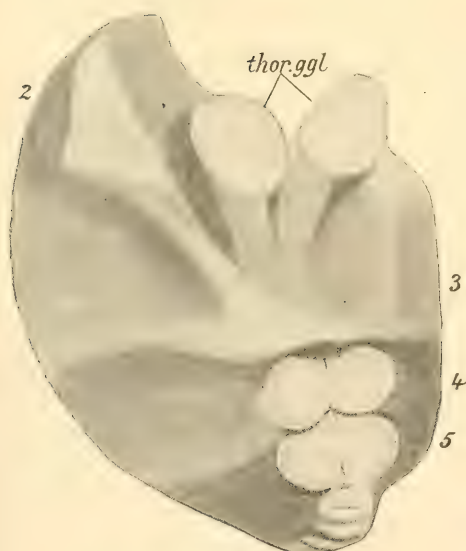


Fig. U.

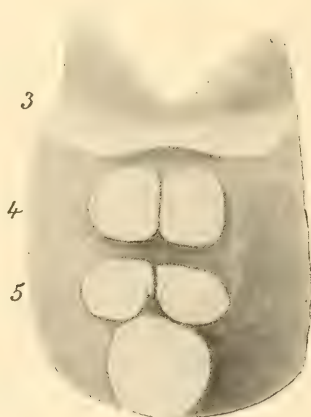


Fig. V.

Fig. Q—V. 6 aufeinanderfolgende Stadien in der Entwicklung der 4 Abdominalanhänge. Fig. Q—R schräg von hinten gesehen. Ok. 1, Obj. 3.

Anlage der Lungenblätter und des Stigmas vor uns. Die 3 folgenden Höcker bieten nichts Auffallendes. Das nächste Bild (Fig. R) zeigt ein weiteres Stadium der Umrollung. Um dasselbe Bild in der Aufsicht zu geben, mußte der Embryo auf die Seite gelegt werden. Die Segmente haben dorsal an Ausdehnung zugenommen; die Extremitätenhöcker erscheinen breiter als vorher, zugleich aber etwas abgeflacht, namentlich die zwei vordern. Auf der Rückseite des vordersten Anhangs haben die Falten an Zahl zugenommen, und zwar nach der Außenseite hin. Die letzten äußern Falten liegen mehr in der Tiefe des Spalts als die vorhergehenden. Der Spalt selbst ist wie zuvor lateral scharf begrenzt.

Dagegen erscheint der folgende Höcker stark abgeflacht und zugleich in 2 Teile ausgezogen. Die Grenzen der Abdominalsegmente sind auch auf dem Dorsum deutlich sichtbar.

Im weitem Verlauf der Umrollung erfolgt die bekannte ventrale Einknickung des Embryos. Die beiden Keimstreifhälften, oder richtiger die 4 Abdominalhöcker jeder Seite, beginnen sich wieder zu nähern, zunächst mit Ausnahme des vordersten. Um diese Bildungen besser deutlich zu machen, wurden in den Figg. S, T, U der Cephalothorax mit den Extremitäten, die den vordern Teil des Abdomens in situ bedecken, entfernt.

Wir sehen in der Fig. S die Ganglienmasse des Cephalothorax angeschnitten. Der Anhang des 2. Abdominalsegments hat sich weiter abgeflacht und zeigt die gleiche, nach außen zweilappige Form wie der folgende. Die Falten sind völlig im Innern verschwunden, nur die dunkle, etwas gebogene hintere Grenzlinie deutet bei beiden Höckern das Vorhandensein eines Spaltes an.

Der Vorderteil des Anhangs vom 3. Segment ist in einen Streifen ausgezogen, der bis zum vorhergehenden Anhang reicht, wie auch MONTGOMERY neuerdings richtig abbildet. Diese Abbildung (fig. 86, tab. 8) ist übrigens die einzige in der Literatur, die die primären Lungenfalten in situ zeigt.

Die folgenden Anhänge haben sich nicht wesentlich verändert; nur sind sie in Verbindung mit dem Innenrande des Keimstreifs getreten und erscheinen „gestielt“, was beim vorletzten in der Fig. S wegen des Schattens nicht hervortritt.

Die 3 letzten Anhänge nähern sich nun weiter, während der vorderste noch beiderseits im Winkel zwischen den gegeneinander gekrümmten Hälften des Embryos liegt (Fig. T). Die Grenzen der Segmente 2—5 sind noch deutlich zu sehen. Der Anhang des

3. Segments ist jetzt fast ganz abgeflacht; die folgenden „gestielten“ Anhänge berühren sich beinahe. Stigmen sind nicht mehr zu erkennen. Die embryonalen Bildungen erscheinen jetzt weniger deutlich vom Dotter abgesetzt, was mit der Chitinisierung der Oberfläche zusammenhängt. Ich habe versucht, diesen Unterschied gegen die vorhergehenden Stadien durch hellere Färbung der Figg. T—V anzudeuten.

In der Fig. U zeigt der vorderste Anhang eine lang ausgezogene, dreieckige Gestalt. Die Extremitäten des folgenden (3.) Segments bilden zusammen einen Wulst mit etwas gebogenem Hinterrande; beiderseits strahlen sie in die Streifen aus, die die Grenze des 3. Abdominalsegments bezeichnen. Zwischen ihnen hat die Bildung eines lockern chitinösen Gewebes stattgefunden, durch das die beiden Stränge des Bauchmarks, in raschem Schwund begriffen, undeutlich hindurchschimmern. Auch die Grenzen zwischen den Segmenten sind noch sichtbar. Die beiden hintern Anhangspare endlich liegen jetzt dicht nebeneinander. Sie bilden, wie ohne weiteres ersichtlich ist, die vordern und hintern Spinnwarzen. Dabei ist, wie ich hervorheben muß, eine Spaltung dieser Anhänge in einen Außen- und einen Innenast bisher nicht wahrzunehmen.

Erst das folgende Stadium (Fig. V) zeigt an der hintern Spinnwarze jederseits eine Furche, die die vordere Innenecke des Anhangs abschnürt. Aus den abgeschnürten schmalen Teilen entwickelt sich das mittlere Spinnwarzenpaar, das also sekundär aus dem hintern entsteht.

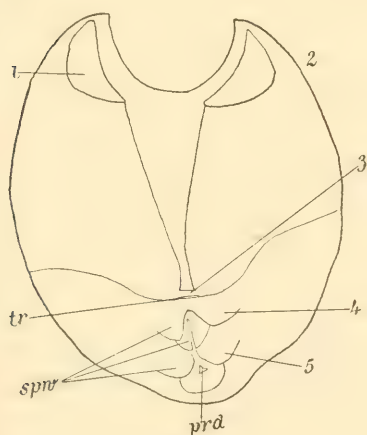


Fig. W.

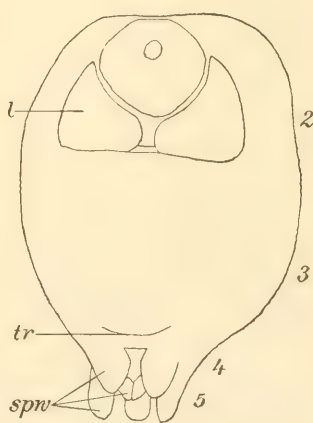


Fig. X.

Fig. W. u. X. Schematische Darstellung von 2 spätern Entwicklungsstadien der Abdominalanhänge. Ok. 0, Obj. 3.

Endlich mögen die Schemata Fig. W u. X die Annäherung der Lungenanhänge, die weitere Zunahme der Entfernung zwischen diesem und dem folgenden Anhangspaar und die Ausbildung der Spinnwarzen anschaulich machen.

Literatur.

Die Ansichten der Forscher über die Beziehungen der Abdominal-extremitäten zu den Lungen, Tracheen und Spinnwarzen und über die Entstehungsweise dieser Organe weichen bekanntlich außerordentlich voneinander ab. Ich möchte zunächst auf die Literatur über die Bildung der Spinnwarzen kurz eingehen. Daß sich die vordern und hintern Spinnwarzenpaare aus den Anhängen des 4. und 5. Segments entwickeln, wurde von verschiedenen Forschern festgestellt.

WALLSTABE gibt auch eine Darstellung von der Abschnürung des mittlern Spinnwarzenpaares, mit der meine oben geschilderten Beobachtungen völlig übereinstimmen. Die mittlern Spinnwarzen lassen sich danach auf keinen Fall von einem 6. Anhangspaaire ableiten.

Ebensowenig wie WALLSTABE habe ich bei *Agelena* vor der Anlage der mittlern Spinnwarzen eine Spaltung der beiden hintern Anhänge in ein Exopodit und ein Entopodit gefunden, wie es JAWOROWSKI beschreibt.

Die Abschnürung der mittlern Spinnwarzen erfolgt vielmehr erst im Stadium der Fig. V von dem bis dahin einheitlichen letzten Anhang. Die neuere Vermutung, daß die vordern und hintern Spinnwarzen 2 unpaaren Hautfalten ihre Entstehung verdanken (JANECK), dürfte ein Irrtum sein.

2. Die Entstehung der Spinndrüsen.

Schon von MORIN wurde die Anlage der Spinndrüsen richtig als ectodermale Einstülpung an der Spitze des Anhangs vom 4. Segment beobachtet und für den folgenden vermutet. Dagegen bilden sich nach LOCY und KISHINOUE die Spinndrüsen aus einer Anhäufung von Ectodermzellen vor der Rectalblase erst etwa im Stadium der Fig. O dieser Arbeit.

Auch JAWOROWSKI zieht die Angaben MORIN's über eine früh auftretende ectodermale Anlage der Spinndrüsen in Zweifel. Neuerdings gibt auch JANECK an, daß noch in der Zeit nach dem Verlassen der Eihüllen das Innere der Spinnwarzen ein verhältnismäßig

kompaktes, parenchymatisches Gewebe aufweist. Nach MONTGOMERY endlich sind die Spinndrüsen in den Stadien, die meinen Figg. R und S entsprechen (fig. 81—84), noch nicht angelegt.

Dagegen kann ich selbst die Angaben MORIN's bestätigen. Die flaschenförmigen Einstülpungen des Ectoderms an der Spitze des Anhangs des 4. und 5. Segments sind schon vor dem Stadium der Fig. R vorhanden. Ihr weiteres Wachstum liefert die Spinndrüsen.

3. Die Entwicklung der Lungen.

a) Literatur.

Die Entstehung der Lungen ist wohl das am meisten umstrittene Problem in der Embryologie der Arachnoideen. Das hat seinen Grund darin, daß kaum anderswo die Deutung der beobachteten Verhältnisse, ja die Beobachtung selbst so stark von der Theorie beeinflußt worden ist wie gerade hier.

Schon SALENSKY gibt an, daß sich das 1. Abdominalfußpaar in die Lungen umwandelt. Die genauere Erforschung der Lungenbildung beginnt aber erst mit LOCY's Darstellung. Die Lungen entstehen nach ihm durch Einstülpung und erscheinen auf Sagittalschnitten als ein Paar große, ovale Zellenmassen, deren Kerne in Parallelreihen liegen. Diese Kerne werden auf einer Seite abgeflacht, auf der andern konvex. Die Reihen ordnen sich so zu Paaren, wobei die konvexen Flächen je zweier Kernreihen einander zugekehrt sind. Dabei ist die Zahl der Kerne zweier Reihen gleich.

So werden hohle Säcke, die respiratorischen Lamellen, gebildet, die außen von einer Chitinhaut überzogen sind. Schließlich treffen je 2 gegenüberliegende Zellen zusammen, verschmelzen und bilden protoplasmatische Pfeiler, die je 2 Kerne enthalten, zwischen den Lamellenwänden. Die hintern Enden der Lamellen sind frei. Von den 2 Chitinhäuten jeder Lamelle ist die ventrale dünn und glatt, die dorsale zeigt frühzeitig feine Zähne, die auch noch auf den freien Rand, aber nicht auf die Ventralseite übergehen. Vorn stehen die Innenräume der Lamelle mit der Leibeshöhle in Verbindung.

Diese Schilderung entspricht der von McLEOD für die ausgebildete Lunge gegebenen. In bezug auf die Entwicklung ist sie nur teilweise richtig und läßt vor allem die erste Anlage unaufgeklärt.

Nach BRUCE sind die Lungen eingestülpte Appendices, vielleicht auch eingestülpte Teile des Abdomens am Anhang. MORIN gibt

an, daß das erste Paar Abdominalanhänge die Lungendecken liefert, während die Lungen sich aus ectodermalen Einstülpungen an der Basis der Anhänge entwickeln. Die Lungenblätter entstehen durch Einfaltung dorsal am vordern Ende des Sackes. Beim Einsinken der Appendix bleibt das Stigma zwischen der Rückwand des Anhangs und der Körperwand.

Ähnliche Angaben macht KISHINOUE. Nach ihm ist die Wand der eingestülpten Tasche, die Hinterwand der Appendix, stark verdickt. Ihre Zellen ordnen sich zu Parallelreihen, von denen je 2 zusammenhängen und ein Lungenblatt bilden. Das äußere Epithel der Appendix wird zum Operculum der Lunge; diese selbst wird also nicht eingestülpt.

Nach der Darstellung von SIMMONS entstehen die Lungenblätter auf der Rückseite der später einsinkenden Appendix. Die neuen Blätter werden am innern Ende des Sackes gebildet. Diese Angaben werden von WALLSTABE bestätigt.

Im direkten Gegensatz zu allen diesen Beobachtungen steht nun die Darstellung von JAWOROWSKI. Danach soll die sogenannte Lunge bei *Trochosa singoriensis* sekundär im Vorraum einer embryonalen Trachee entstehen, die sich später völlig zurückbildet. Die Lungenblätter sind parallele Einfaltungen der Wand des Vorraumes. Die definitive Form einer Lamelle entsteht durch Auseinanderweichen der Zellkerne bei weiterm Wachstum der Lamellen, während sich im Protoplasma Hohlräume ausbilden.

Demgegenüber beschreibt PURCELL die primitiven Lungenblätter als äußerlich an der Hinterseite der Appendix auftretende Falten, die vor dem Einsinken des Anhangs außen sichtbar sind. Der Lungen-sack tritt als laterale Einstülpung an der Basis des Anhangs auf.

Die neuesten Arbeiten endlich wenden sich wieder gegen diese Auffassung. Nach JANECK sollen die äußerlich auftretenden Falten wahrscheinlich zufälliger Natur sein und später nach verschiedenen Zwischenstadien, „auf welchen diese Falten sich in merkwürdiger Weise verändert haben“, durch eine kompakte Anlage der Lungenblätter ersetzt werden, die also eine Neubildung darstellen. Ebenso bemerkt MONTGOMERY, daß die Falten des Abdominalanhangs nicht zu den Lungenlamellen werden.

Aus dieser kurzen Übersicht erkennt man, daß in bezug auf die erste Anlage der Lungenblätter noch kein allgemein anerkanntes Resultat vorliegt. Eine neue genaue Untersuchung des Vorganges war deshalb notwendig.

b) Eigene Untersuchungen.

Wir sahen zu Beginn der Umrollung an der Rückseite des Anhangs vom 2. Abdominalsegment oberflächlich eine Parallelstreifung auftreten. Von hinten her läßt sie sich leicht beobachten. Diese Streifung ist der Ausdruck einer Faltenbildung im Ectoderm. Die kurze Beschreibung, die PURCELL auf Grund von Wachsrekonstruktionen von den Falten gibt, stimmt mit meinen Beobachtungen so genau überein, daß ich sie der folgenden Beschreibung zugrunde legen will. Man vergleiche dazu Fig. Q und R.

Zuerst tritt die laterale Einstülpung auf, die sich durch ihre scharfe Begrenzung auszeichnet. Von den Falten selbst ist nach PURCELL die am weitesten medial liegende die älteste; sie liegt zugleich am meisten distal und in der definitiven Lunge gleichfalls am weitesten ventral.

Die folgenden Falten liegen von der 3. an in der Einstülpung, die 3. selbst am Rand (vgl. meine Fig. R!). Alle Falten ziehen schräg und sind einander parallel; sie gehen nicht bis zur Basis. Während der Lungensack weiter nach innen wuchert und neues Material für die Faltenbildung liefert, wachsen sie einwärts weiter. Schließlich sinkt die ganze Appendix auf das Körpermiveau herab; die beiden ersten (äußersten) Falten werden in den vergrößerten Lungensack eingeschlossen.

Ich selbst konnte in seltenen Fällen für die allerersten Stadien eine von der besprochenen abweichende undeutliche Querstreifung gelegentlich beobachten. Die deutlich ausgebildeten Falten hatten aber stets die gleiche geschilderte Richtung und traten übrigens nur an diesem Anhang auf. Dabei erscheinen nach meinen Befunden die ersten 3—4 Falten ungefähr gleichzeitig. Die oberste Furche schneidet aber am tiefsten ein, wie aus den Schnitten hervorgeht, und könnte somit als die älteste betrachtet werden.

Wie schon bemerkt wurde, liegen die Falten anfänglich schräg zur Keimstreifhälfte, aber ungefähr horizontal in bezug auf den ganzen Embryo. In der Fig. Q kommt das nicht zum Ausdruck, weil der Dotter mit der andern Keimstreifhälfte fehlt. Wie wir weiter auf Schnitten sehen werden, konvergieren die ersten Falten beider Seiten nach der Ventralseite. Mit der lateralen Wanderung der beiden Anhänge nimmt diese Neigung weiter zu; die Abweichung der Faltenrichtung von der Horizontalebene vergrößert sich.

JANECK hat die Lage der primitiven Falten, die er auf Schnitten

sah, durch ein Plattenmodell zu bestimmen gesucht. Wenn auch dieses an sich ganz richtig sein kann, so kommt doch in der fig. 16 bei JANECK die Lage der Falten nicht klar zum Ausdruck.

Nach dieser Figur scheint es, als ob die Falten ungefähr dorso-ventral gerichtet sind, also parallel zur Hinterwand des Anhangs und zum Spalt ziehen. In Wirklichkeit liegen aber die Falten mehr horizontal, und zwar die erste, distale, zugleich am meisten ventral, die folgenden immer weiter dorsal. Deshalb sind die Falten, wie ich schon hier betonen möchte, auf allen Entwicklungsstadien durch Sagittalschnitte darzustellen.

Wir wollen zunächst eine Reihe von Sagittalschnitten betrachten, um die Entstehung der Falten kennen zu lernen. Bisher hatten wir nur Furchen gesehen; daß es sich wirklich um eine Faltung handelt, zeigt bereits der 1. Sagittalschnitt, Fig. 30, Taf. 32. Das abgebildete Stadium ist etwas jünger als das der Textfig. Q. Wir sehen 4 schwache Kerben in die Rückwand des Anhangs einschneiden, in deren Bereich sich die Kerne mehr oder weniger deutlich parallel eingestellt haben. Dies ist das früheste Stadium der Lungenentwicklung. Bald darauf, im Stadium der Fig. Q, schneiden die Kerben schon etwas tiefer ein (Fig. 31). Durch sie werden die primitiven Lungenblätter oder -falten getrennt, die schon jetzt deutlich zweireihig erscheinen. Die Falten liegen eng aneinander, nur ihre Enden sind frei. Sie entsprechen den hellen Querstreifen in den Figg. Q und R. Der Schnitt ist durch den medialen Abschnitt des Höckers geführt. Hier erscheint die Körperoberfläche hinter bzw. unter der Extremität stark verdickt, im Gegensatz zu dem scharf einschneidenden Spalt am lateralen Ende. Die oberste Kerbe dringt am tiefsten ein. Das entsprechende erste Blatt erstreckt sich am weitesten medial und zugleich distal, wie wir später noch sehen werden. Über ihm ist noch ein weiteres Blatt angedeutet, aber nicht von der übrigen Zellenmasse der Appendix getrennt (Fig. 31, 32). Es entspricht wahrscheinlich der lamellenartig differenzierten spätern Innenwand der Lungendecke (vgl. fig. 76 bei Locy). Siehe auch Fig. Q.

Das Stadium der Fig. 32 zeigt uns die Lungenblätter durch die tief einschneidenden Furchen bis fast zum Grunde des Ectoderms getrennt. Jedes Blatt besitzt 2 Kernreihen. Der Größenunterschied zwischen den ersten, obern Blättern und den am Grunde neugebildeten tritt jetzt deutlicher hervor.

Die bisherigen durch die Sagittalschnitte erläuterten Stadien sind von SIMMONS, PURCELL und JANECK in der Hauptsache richtig

beschrieben worden. Auch MONTGOMERY hat sie bemerkt. Aber diese Faltenbildung soll nach JANECK und MONTGOMERY nichts mit den spätern Lungenblättern zu tun haben.

Wir gehen zunächst in der Betrachtung der Sagittalschnitte weiter. Die Extremität sinkt jetzt allmählich ein, bis sie nicht mehr über das Körperniveau hinausragt. Die freien Enden der Lungenblätter an der Hinterseite der Extremität kommen dabei in Berührung mit der gegenüberliegenden Körperwand, aber ohne mit ihr zu verschmelzen (Fig. 33; vgl. dazu Fig. S).

Die Blätter sind also äußerlich nicht mehr sichtbar; ihre Länge hat gegen früher weiter zugenommen. Der Schnitt Fig. 33 ist lateral durch die Extremität geführt und hat links unter ihr das Ectoderm in der Fläche getroffen. Im Innern des Anhangs ist ein leerer Raum (Blutraum) sichtbar, in dem schon einige freie Zellen liegen. Der Cölomsack des 2. Segments ist erst auf den weiter medial geführten Schnitten getroffen.

Das folgende Stadium (Fig. 34) zeigt uns die Lungenblätter noch in solider Form, aber unmittelbar vor der Umwandlung in die spätere Gestalt. Von dieser Zeit ab, unmittelbar vor und während der Bildung des Chitins, ist der Hohlraum der Einstülpung fast vollständig ausgefüllt, nur ein feiner Kanal zeigt das Lumen an. Der freie Raum zwischen Lunge und Dotter in der Fig. 34 entspricht nicht diesem Hohlraum, auch nicht dem Cölomsack, der zu dieser Zeit sich in den Ausführungsgang der Keimdrüse umbildet (Fig. 25).

Die Konturen der Lungenblätter sind auf diesem Stadium der Chitinisierung hier wie in andern Präparaten nicht deutlich sichtbar. Aber der Schnitt läßt eine auffallend regelmäßige Lagerung der Kerne zu Parallelreihen erkennen. Die einzelnen Lamellen liegen dicht aneinander; die Oberfläche der ehemaligen Extremität zeigt noch eine schwache Wölbung. Der Abbildung entspricht die Fig. T. Es muß betont werden, daß ich Bilder wie Fig. 34 wiederholt beobachtete; die undentlichen Konturen der Lamellen und die schnurgeraden Kernreihen sind für dieses Stadium charakteristisch.

Unmittelbar darauf sehen wir die Ausbildung der definitiven Lungenlamellen in vollem Gange (Fig. 35—37, Taf. 33). Der Sagittalschnitt Fig. 35 ist lateral durch die Lunge geführt, wo wieder der freie Blutraum sichtbar ist, der die Lamellen seitlich begrenzt. Außerdem ist der Lungenspalt nahe seinem Grunde getroffen. Weiter medial erscheinen die Lungenblätter selbst. Die Abbildung Fig. 36 soll bei gleicher Vergrößerung nur dem Vergleich

mit den vorhergehenden dienen. Sie zeigt, daß die Breite der Blätter gegen Fig. 34 die gleiche geblieben ist, daß aber Hohlräume darin aufgetreten sind. Die Stelle *hr 2* bezeichnet wie in den vorhergehenden Stadien den Hinterrand der Extremität. Ferner sehen wir hier, wie früher am Mitteldarme und den Mitteldarmdrüsen, die enge Beziehung zwischen der Assimilation des Dotters und dem Auftreten neuer Bildungen. Fast plötzlich erscheint jetzt, wo die Chitinisierung des Ectoderms und der Lungenblätter beginnt, ein Haufen großer, runder, dotterbeladener Zellen an der Vorderseite der Lunge. Er steht in engem Kontakt mit den Lamellen, deren Chitinbekleidung offenbar auf seine Kosten gebildet wird. Diese Anhäufung ist durch alle folgenden Stadien bis zur Vollendung der Chitinisierung zu bemerken; sie liegt dabei immer an der gleichen Stelle. Bemerkenswert ist es, daß die Chitinisierung zu dieser Zeit an verschiedenen Stellen des Körpers gleich deutlich auftritt, so namentlich am Proctodäum und den Spinnwarzen. Überall macht sie sich zuerst durch die Ausbildung eines blasigen Gewebes bemerkbar.

Die Oberfläche der Lungenextremität ist jetzt völlig abgeflacht

Noch weiter medial ist der Schnitt Fig. 37 geführt. Er wurde bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet, um die Ausbildung der Lungenblätter deutlicher zu machen. Die freien hintern Enden mehrerer Blätter sind gut sichtbar. Während die Kerne an manchen Stellen noch wie vorher dicht nebeneinander liegen, sind dazwischen vielfach Lücken aufgetreten. Einen Hinweis auf die Bildung dieser Hohlräume geben uns die mit \times bezeichneten Stellen. Wir sehen hier noch Zellen frei in den Höhlungen liegen. Die Bildung der Zwischenräume erfolgt danach durch die Ablösung abgerundeter Zellen aus dem Verband. Die Kerne dieser Zellen, vielleicht auch das Plasma, gehen zum großen Teil wohl zugrunde, wie das zusammengeballte Chromatin und die geringe Kernzahl auf spätern Stadien annehmen läßt; möglicherweise könnten sie auch Blutkörper liefern, eine Entscheidung läßt sich natürlich nicht in jedem Fall geben. Die umgekehrte Ansicht, daß wir hier bereits in die Lamellen eingedrungene Blutkörper vor uns haben, ist sehr unwahrscheinlich, denn diese freien Zellen treten schon auf, wenn die Blätter zum Teil noch solid sind.

Durch die obige Annahme scheint sich in der Tat auf die einfachste Weise die Lockerung und Vacuolisierung der Lamellensubstanz zu erklären. Gleichzeitig findet an den Rändern der

Lungenblätter die Bildung der Chitinlamellen statt, was sich durch schärfere Konturen der Blätter bemerkbar macht. Die Zwischenräume zwischen den Blättern sind jetzt zu äußerst feinen, aber noch deutlichen Spalten reduziert, die erst später wieder breiter werden.

Die Anzahl der Kerne eines Lungenblattes nimmt in der Folge beträchtlich ab. Das zeigt ein Vergleich der Fig. 37 mit dem spätern Stadium der Fig. 38, die der Textfig. O entspricht. Sie wurde bei gleicher Vergrößerung wie Fig. 37 gezeichnet. Die Lungenblätter haben jetzt an Breite zugenommen; die Kerne liegen in großen Abständen den beiden Chitinlamellen jedes Blattes an.

Wir sehen bei einem Vergleich mit Fig. 37 deutlich, daß die protoplasmatischen Pfeiler die Reste der ursprünglich kompakten Lamelle darstellen, daß sie aber nicht, wie McLEOD und LOCX glaubten, sekundär durch Zusammenwachsen von zwei erst getrennten Zellen entstehen.

Die Gruppierung der Kerne, die vorher „unregelmäßig“ liegen sollen, zu den Pfeilern und die Ausbildung der Hohlräume hat schon JAWOROWSKI beschrieben, aber zum Teil falsch erklärt. Nach ihm sollen wohl die Höhlungen durch Auseinanderweichen der Zellenreihen entstehen.

Die protoplasmatischen Pfeiler enthalten meist zwei Kerne; mitunter ist nur einer getroffen. Hier und da liegen flache Zellen den Lamellen an, ohne mit den gegenüberliegenden verbunden zu sein. Sie wurden in der ausgebildeten Lunge von BERTEAUX als *cellules rampantes* beschrieben. Die Protuberanzen der Chitinlamellen, die zur Bildung der Zähne führen, sind hier noch nicht aufgetreten. Am hintern Ende sieht man die Lungenblätter frei in den Lungenhohlraum hineinragen, der jetzt wieder bis zu seiner Mündung ein deutliches Lumen zeigt. Am Vorderende der Lamellen dagegen fallen immer noch einzelne große Dotterschollen dem Assimilationsprozeß anheim. Auch in den Lungenblättern selbst sind jetzt hier und da größere Dotterzellen zu sehen, deren Substanz allmählich verbraucht wird, während die Kerne zugrunde zu gehen scheinen (Fig. 39).

Selbstverständlich hat der Schnitt Fig. 38 nur einen Teil der Lamellen getroffen. Die neu hinzuwachsenden Lungenblätter entstehen wie auf allen vorhergehenden Stadien weiter lateral am innern Ende der lateral gerichteten Einstülpung zwischen Extremität und Körperwand. Diese Einstülpung zeigt während der ganzen Entwicklung das gleiche Bild; es wird daher genügen, sie nur einmal

wiederzugeben (Fig. 40; aus derselben Serie wie Fig. 38 u. 39). Wir sehen hier den Übergang der terminalen Zellenwucherung in parallele Reihen, in denen dann die Hohlräume auftreten (hier wohl durch Auseinanderweichen der Zellen!), bis wir noch weiter ventral die fertigen Lungenblätter vor uns haben. Wie schon BERTKAU beobachtete, findet auch in der jungen Spinne noch fortgesetzt die Neubildung von Lamellen an diesem innern Ende der Einstülpung, also am dorsolateralen Ende der Lunge, statt. Zugleich nimmt das Organ an Größe weiter zu.

Die bisher beschriebenen Sagittalschnitte gestatteten es, die allmähliche Ausbildung der Lungenblätter aus den primitiven Falten an der Rückwand des Abdominalanhangs lückenlos zu verfolgen. Um aber den Beweis vollständig zu führen, möchte ich auch eine Reihe von Querschnittbildern erläutern.

Die Abbildungen Fig. 41—43 geben 3 Schnitte aus einer Querschnittserie durch einen Embryo vom Alter der Fig. Q wieder, die in der Richtung von hinten nach vorn geführt wurde. Zwischen dem Dach des Anhangs und der durch eine Zellenverdickung aus-

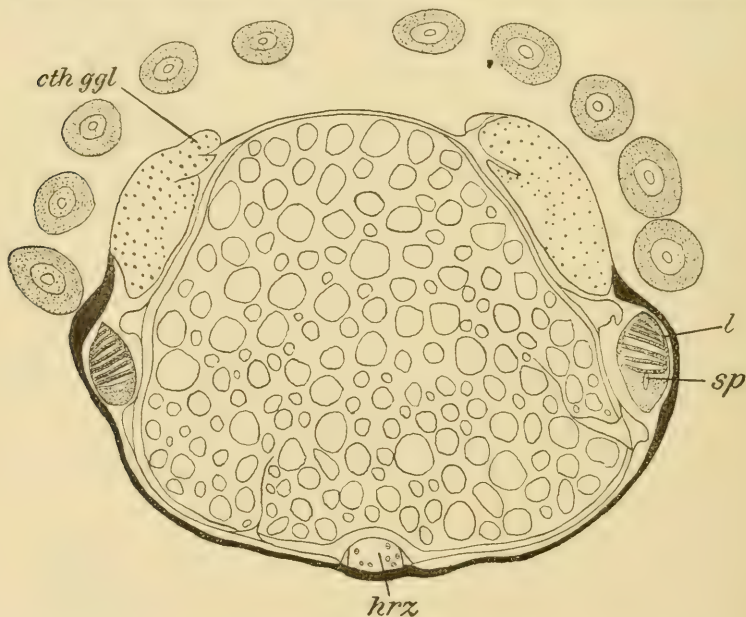


Fig. Y.

Querschnitt durch einen Embryo im Stadium der Fig. S. Jederseits ist der-
2. Abdominalanhang mit den primitiven Lungenblättern getroffen. Ok. 1, Obj. 3.

gezeichneten Körperoberfläche hinter bzw. unter dem Anhang erscheint zuerst medial die erste Falte (Fig. 41); dann die folgenden, lateral und dorsal davon liegenden (Fig. 42, 43). Weiter lateral ist die Stelle der Invagination als ein allmählich enger werdender Spalt auf allen Schnitten sichtbar. Die erste Falte ist also am weitesten medial gelegen. Selbstverständlich ist die Reihenfolge des Auftretens der Falten nicht zufällig durch die Schnittrichtung bedingt; in der Extremität auf der andern Seite erscheinen die Falten in der gleichen Reihenfolge. Dasselbe gilt für die folgenden Stadien. Aus einer Querschnittserie, die der Fig. S entspricht, sind in Fig. 44 der Schnitt durch das hintere Ende des Anhangs (den Spalt!) und in Fig. 45 ein weiter vorn geführter Schnitt abgebildet, der die Falten im Innern des Anhangs zum Teil schon unter das Körperniveau eingesunken zeigt (vgl. dazu fig. 47 bei KISHINOUE). Die Falten erscheinen auch auf den Querschnitten meist zweireihig, wenn auch natürlich nicht stets 2 Kerne gegenüberliegen. Die Lage der Falten zum ganzen Embryo für das Stadium der Figg. S und 44—45 zeigt die Fig. Y. Sie stellt einen Querschnitt durch beide Lungenanhänge dar. Ventral sind die Ganglienmassen des Cephalothorax angeschnitten, der ja schon ventral gegen das Abdomen eingekrümmt ist. In der rechten Lunge ist dorsal bzw. lateral das Lumen der Einstülpung sichtbar. Wie man sieht, konvergieren die ersten ventralen Lamellen gegen die Ventralseite des Embryos. Die dorsal folgenden liegen allmählich mehr horizontal. Deutlicher tritt dieses Verhalten auf den Figg. 46 und Textfig. Z hervor, die den Figg. 35—37 und Textfig. U entsprechen. Alle diese Figuren beziehen sich auf das Stadium der beginnenden Chitinisierung der Lamellen. Infolge der starken ventralen Einkrümmung ist in der Fig. Z der Rücken mit dem Dorsalgefäß auf dem Querschnitt zweimal getroffen. Die Zahl der Falten oder Blätter hat weiter in dorsolateraler Richtung bis zum Spalt hin zugenommen. Während die ersten Blätter wie vorher ventral konvergieren, liegen die folgenden horizontal, die letzten endlich neigen sich der Dorsalseite zu. Noch deutlicher zeigt das die stärkere Vergrößerung der einen Lunge in Fig. 46. Hier haben wir wieder das Stadium der Chitinisierung vor uns. Die Ausbildung der ersten, ventralen Blätter — rechts in der Figur — ist am weitesten vorgeschritten; die Lungenanlage hat an Tiefe bedeutend zugenommen.

Endlich mögen die Schemata der Figg. A¹ u. B¹ die weitere Größenzunahme der Lungen andeuten. Auch hier sind die ventral

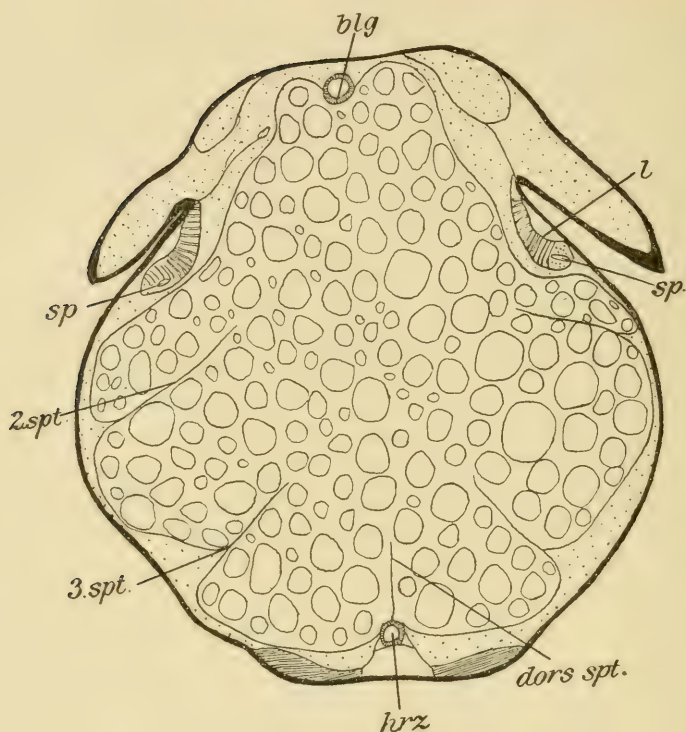


Fig. Z.

Entsprechender Querschnitt durch das Stadium der Fig. U und der Fig. 46, Taf. 33. Infolge der starken ventralen Einkrümmung des Cephalothorax ist der Rücken zweimal getroffen. Aus 2 Schnitten kombiniert. Ok. 1, Obj. 3.

liegenden Lamellen etwas gegen die Mediane geneigt, wie JANECK richtig bemerkt.

Die oben gegebene Beschreibung hat wohl hinreichend bewiesen, daß ein kontinuierlicher Zusammenhang zwischen den äußerlich auftretenden Falten und den spätern Lungenblättern besteht. Ich muß hier noch kurz auf die Arbeit von JANECK eingehen, die sich auf *Lycosa* bezieht. Nach JANECK sind die ersten Falten zufälliger Natur, sie sollen ähnlich auch an den Gangbeinen vorkommen. Aber dort entsprechen die Einfaltungen der spätern Gliederung. Gerade die Oberflächenbilder, auf deren Studium ich besonders Wert legte, zeigten mir nur am Anhang des 2. Abdominal-segments die beschriebene Faltenbildung, die so auffallend ist (Fig. Q, R),

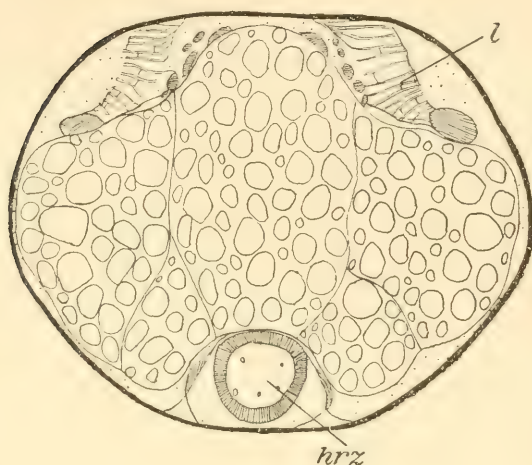


Fig. A¹.

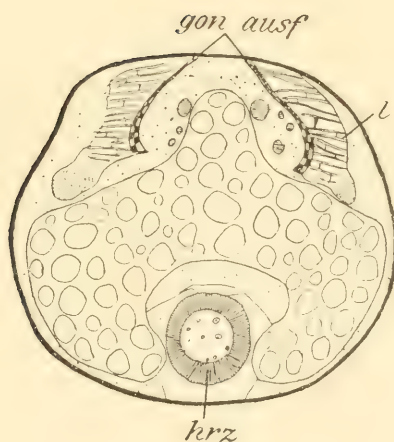


Fig. B¹.

Fig. A¹ u. B¹. Entsprechende Querschnitte durch 2 spätere Entwicklungsstadien der Lungen. Ok. 1, Obj. 3.

daß man allein hieraus auf eine besondere Bedeutung der Anlage schließen muß.

Nach JANECK sollen aber diese Falten verschwinden und nach unklaren Zwischenstadien, die ihm selbst nicht ganz verständlich geworden sind (fig. 34—36; 30—33), durch neue Faltenbildungen er-

setzt werden (fig. 24—29), deren Richtung (fig. 23) mit der ersten Faltenrichtung (fig. 16, 17) nicht übereinstimmt. Auch dieses System soll nichts mit den Lungenblättern zu tun haben, die vielmehr erst nach der Umrollung und nach dem Beginn der Chitinbildung auftreten würden.

Diese sonderbaren Resultate erklären sich einfach dadurch, daß die „Zwischenstadien“ JANECK'S (fig. 24—36) an frontalen und sagittal-frontalen Schnitten beobachtet wurden. Das ist aber die einzige Schnittrichtung, die unklare Bilder gibt oder die Falten überhaupt nicht zeigt. Ich habe gleichfalls frontale Serien studiert und kann hier die Vermutung nicht unterdrücken, daß die figg. 24 bis 29 bei JANECK vielleicht gar keine Lungenblätternanlagen darstellen, sondern Teile des Bauchmarks. Dieses zeigt nämlich in den betreffenden Entwicklungsstadien an dieser Stelle oft eine Anzahl nebeneinanderliegender Kreise, genau wie es fig. 28 bei JANECK zeigt, die vielleicht der ursprünglichen Metamerie entsprechen.

Die fig. 23 bei JANECK läßt die wirkliche Lage der Falten nur ahnen. Daß sie der fig. 28 nicht entspricht, zeigt ein Vergleich der letztern mit dem 4. Gangbein nebenan. Hier ist der Bezirk der Hohlräume doppelt so breit wie der Querschnitt des 4. Gangbeins, während beide Gebilde in der fig. 23 gleiche Breite haben! Die figg. 30—36 bei JANECK sind ganz unklar. Endlich zeigen seine Abbildungen figg. 21 u. 22, die nach einem Plattenmodell entworfen sind, auf der medialen Seite des Lungenanhangs ein Stigma. Das Lungenstigma liegt aber niemals hier, sondern lateral am Hinterrande der Extremität, als Eingang zu der Einstülpung. Von der spätern Entwicklung der Lungenblätter beschreibt JANECK zunächst ein Stadium, das etwa meiner Fig. 34, Taf. 32 entspricht (fig. 38—51 bei ihm). Das folgende Stadium zeigt bereits fertige Lamellen mit Chitinzähnen, ist also noch älter als das letzte von mir abgebildete.

Einige Quer- oder Sagittalschnitte durch diese Zwischenstadien hätten JANECK von der Persistenz der primitiven Falten überzeugt.

In bezug auf die Struktur der ausgewachsenen Lungenblätter kann ich die Darstellung von BERTEAUX vollkommen bestätigen. Die Chitinzähne auf der Dorsalseite der Lamellen sind nicht durch terminale Querbrücken zu einem Gitterwerk verbunden, sondern enden frei, mit Ausnahme einer Partie am freien Rande der Lamellen.

Diese Stelle hat wohl McLEOD zu seiner irrtümlichen Auffassung verleitet. Dagegen zeichnet JANECK die Chitinstacheln richtig. (Die

Arbeit von BERTEAUX scheint ihm nicht bekannt gewesen zu sein.) In den protoplasmatischen Pfeilern zwischen den Lamellen habe ich ebensowenig wie LOCY, BERTEAUX und JANECK die von McLEOD angegebenen Muskelfibrillen bemerkt, ferner auch nicht die angeblichen transversalen Scheidewände zwischen den 2 Zellen einer Säule. Mit BERTEAUX halte ich es ferner für wahrscheinlich, daß die Chitinlamellen kontinuierlich von einer, wenn auch nicht nachweisbaren Plasmahaut bekleidet werden. Auf BERTEAUX' irrthümliche Auffassung von der Entstehung der Lamellen komme ich später zurück.

Es bleibt mir noch übrig, auf einen wichtigen Punkt einzugehen. Die beiden Lungen sind bekanntlich durch eine Falte (pli epigastrique) verbunden. Der Verbindungskanal ist, wie BERTEAUX bemerkt, ähnlich wie die Wand des Lungensackes von Chitin ausgekleidet: „Le canal de communication qui relie les deux sacs est garni, au moins à la voûte, . . . d'un buisson analogue à celui dont est revêtue la paroi du sac.“

Nun verläuft aber dieser Kanal bei *Agelena* nicht in einer flachen Falte, sondern vertieft sich zu einer dorsal nach hinten ziehenden Tasche, die an ihrem Grunde sich in 2 Röhren spaltet. Entwicklungsgeschichtlich sind diese Röhren nichts anderes als die ectodermalen Einstülpungen zu der 1. Sehne der abdominalen Längsmuskeln (Fig. Ob). Die Bildung entspricht vollkommen den beiden medialen Tracheen am folgenden Segment, die gleichfalls aus solchen „Entapophysen“ hervorgehen. Die Analogie wird dadurch noch auffallender, daß die Innenwand der erwähnten Röhren wie des gemeinsamen Vorraumes von dem gleichen chitinösen Gitterwerk ausgekleidet wird wie die Tracheen. Die Entapophysen des 2. Abdominalsegments wurden wohl schon von McLEOD bemerkt und von PURCELL genauer beschrieben. Auch bei den Pedipalpen sind ähnliche Bildungen bekannt. Die naheliegende Frage, ob hier nicht auch eine respiratorische Funktion in Frage kommen könnte, möchte ich nicht vor weiterer Untersuchung entscheiden. Neuerdings ist die Entapophyse auch von JANECK beschrieben und abgebildet worden (fig. 66, 67). Sonderbarerweise wird sie hier jedoch als Anlage der weiblichen äußern Geschlechtsorgane gedeutet. In Wirklichkeit steht die Bildung zum Geschlechtsapparat in keiner nähern Beziehung.

Hier interessiert uns die beschriebene Tatsache in einer andern Frage. Nach JAWOROWSKI sollen nämlich die Lungen der Spinnen im embryonalen Zustande verzweigte Tracheen sein.

Das Stigma führt nach ihm in einen trichterförmigen Vorraum,

der in eine verzweigte Röhre übergeht. Im Vorraume dieser Embryonaltrachee bilden sich durch parallele Einfaltungen der Wand die Lungenlamellen. Sie sollen nach JAWOROWSKI überall mit körnchenähnlichen Protuberanzen besetzt sein, nicht nur auf der Dorsalseite. Später wird die Embryonaltrachee ganz rückgebildet.

Leider ist eine genauere Beurteilung der Abbildungen dieses Autors sehr erschwert, einmal wegen der großen Schnittdicke, sodann deshalb, weil Schnitte durch den dorsolateralen Teil einer ausgebildeten Lunge ähnliche Bilder geben können wie Schnitte durch frühere Stadien, wo die sämtlichen Lungenblätter noch solide sind. Doch scheinen mir in seiner Darstellung mehrere Irrtümer vorhanden zu sein.

Sehr auffallend ist die Bemerkung JAWOROWSKI's, daß die Embryonaltrachee vom Vorraume durch ein Diaphragma abgegrenzt ist. Danach halte ich diese Trachee für die oben beschriebene Entapophyse des 2. Abdominalsegments. Auf Sagittalschnitten kann der Anschnitt dieser Tasche bis dicht an die Lunge herangehen, sie mündet aber niemals hier, sondern weiter medial.

Einen weiteren Beweis für meine Vermutung sehe ich darin, daß der Vorraum der „Embryonaltrachee“ bereits wohl ausgebildete Lungenlamellen zeigt (fig. 1), ferner in der Angabe, daß diese Trachee mitunter von chitinösen Zähnen ausgekleidet ist (fig. 6). Schon die Ausbildung dieser postembryonalen feinem Struktur scheint mir zu beweisen, daß es sich um ein bleibendes Gebilde handelt. Die Angabe von der Rückbildung dieser Trachee, die von den Ästen her nach dem Hauptstamm vor sich gehen soll, würde danach ein durch die Schnittrichtung etc. leicht erklärbarer Irrtum sein. Übrigens sprach schon LAMY die Vermutung aus, daß die „Embryonaltrachee“ eine Entapophyse sein könnte. Auf alle Fälle halte ich es für völlig ausgeschlossen, daß die Bildung der Lungenblätter bei *Trochosa* so völlig anders als bei den übrigen Spinnen verlaufen sollte.

4. Die Entwicklung der Tracheen.

a) Literatur.

Die Frage nach der Anlage der Tracheen ist aufs engste mit der nach dem Schicksal der Anhänge des 3. Abdominalsegments verknüpft. Die meisten Forscher geben an, daß diese Anhänge verschwinden. Nach SALENSKY sollen sie sich zu einem Blutsinus umwandeln.

Bei KISHINOUE finden wir die erste genauere Angabe über eine Tracheeneinstülpung: „In the basal part of the second abdominal appendage on the interior side, another ectodermic invagination is produced. It assumes the shape of a deeply invaginated tube and remains in this condition till after the time of hatching. The appendage itself is not invaginated and becomes from this time gradually shorter.“ Die Röhre bezeichnet KISHINOUE als abortive Trachea.

Sodann vergleicht SIMMONS eine Einstülpung am Hinterende des Anhangs vom 3. Abdominalsegment der Lungeneinstülpung, gibt aber an, daß sie medial nach hinten gerichtet ist. Die Rückwand der Appendix (die Vorderwand des Sackes) zeigt nicht so deutliche Falten wie der Lungenanhang, ist aber auch leicht gewellt. Am innern Ende gabelt sich die Einstülpung in 2 Äste, die Anlage der Tracheenzweige. Nach der Umrollung erscheint die Einstülpung tiefer. Sie stellt eine Röhre dar, deren Wandzellen in die Länge gestreckt sind. Am innern Ende des Tracheenstammes scheint eine Teilung angedeutet zu sein. Die spätere Entwicklung hat SIMMONS jedoch nicht verfolgt.

Genauer ist PURCELL's Beschreibung. Nach ihm wird das Ectoderm an jeder der 3 intermuskulären Sehnen in einen hohlen Fortsatz ausgezogen, der mit Chitin ausgekleidet ist. Diese Fortsätze, Entapophysen oder ectodermale Muskelsehnen genannt, sind einander homolog. Von dem ersten Entapophysenpaar (der Lungenappendix) war oben schon die Rede. Das zweite Paar liefert lange Röhren, an oder nahe deren Hinterende das mittlere Sehnen- oder Endosternitenpaar inseriert. Sie entsprechen bei *Agelena* den medialen Tracheenstämmen. Bei den Spinnen mit 2 Tracheenästen jederseits (zu denen auch *Agelena* gehört) ist das laterale Paar den Lungen homolog. Die folgenden Appendices liefern Entapophysen für das hintere Sehnenpaar.

Dagegen gibt neuerdings JANECK auf Grund von Schnittpräparaten an, daß die Tracheen nach der Umrollung von einer unpaaren Einstülpung vor den Spinnwarzen entstehen sollen.

b) Eigne Untersuchungen.

Meine eignen Beobachtungen bestätigen die von PURCELL vollständig, die von SIMMONS zum Teil. Die Verlagerung der Anhänge des 3. Abdominalsegments ans Hinterende haben wir bereits an

Oberflächenbildern kennen gelernt. Es handelt sich nun darum, in welcher Beziehung die Tracheen zu diesen Anhängen stehen, vor allem, ob sich ihre Anlagen schon zu einer Zeit finden, wo die beiden Anhänge noch voneinander getrennt sind.

Zu der Zeit, wo an der Rückseite der Lungenappendix die ersten Falten auftreten, zeigt die Rückwand des folgenden Anhangs nichts Auffallendes (Fig. 47, Taf. 33). Nur der scharf einwärts gerichtete Hinterrand erinnert etwas an den vorhergehenden Anhang. Die Kerne der Rückwand sind hier deutlich parallel gelagert, wie es auch am vorhergehenden Anhang vor der Lungenfaltung zu sehen ist. Wie schon erwähnt, gibt SIMMONS auch hier eine leichte Wellung der Rückseite der Appendix an. Ich habe bei meinen Präparaten sorgfältig auf diesen Punkt geachtet, bin aber zu dem Ergebnis gekommen, daß eine unzweideutige Faltenbildung, die der Lungenanlage entspräche und somit auf eine tetrapneumone Ahnenform hinweisen könnte, bei *Agelena* nicht nachzuweisen ist. Die parallele Lagerung der Kerne, die Fig. 47 zeigt, ist auch oft an der Rückseite der folgenden Extremitäten zu sehen und vielleicht nur mechanisch bedingt. Nur in einem Fall unterschieden sich die Kerne dieser Parallelreihen so auffallend von ihrer Umgebung, daß ich wenigstens eine Abbildung davon geben will (Fig. 48). Es ist denkbar, daß wir hier noch eine Reminiszenz an frühere Einschnitte vor uns haben (vgl. das auf S. 591 unten Gesagte); genaueres läßt sich bei *Agelena* über diesen Punkt nicht ermitteln. Vielleicht liefert die Untersuchung anderer Formen bessere Aufschlüsse.

Der Anhang des 3. Segments zeigt zunächst keine großen Veränderungen. Im Stadium der Fig. 8 sehen wir auf Sagittalschnitten lateral einen feinen Spalt, der sich wenigstens durch seine Lage der Lungeneinstülpung vergleichen läßt (Fig. 49, Taf. 34). Die Angabe von einer Zweiteilung am Grunde des Spalts, der spätern Tracheengabelung entsprechend (SIMMONS), beruht auf einem Irrtum. Wir werden sehen, daß die 2 Tracheenstämme beiderseits ganz verschiedene Entstehung haben.

Weiter medial liegt im Stadium der Fig. 49 hinter der hier abgeflachten Appendix eine histologisch modifizierte Stelle des Ectoderms (Fig. 50). Sie zeigt ein blasiges Gewebe, dessen Bildung, wie wir schon früher sahen, mit der Chitinisierung zusammenhängt. Hier setzen nämlich die abdominalen Längsmuskeln an: Wir haben an dieser Stelle das erste Stadium der von PURCELL beschriebenen

zweiten, trachealen Entapophyse vor uns (vgl. dazu Fig. 55, die sich auf einen etwas jüngern Embryo bezieht).

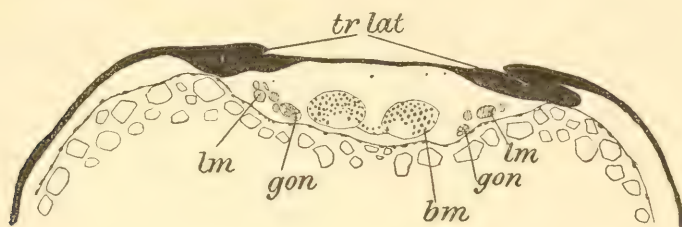


Fig. C¹.

Querschnitt durch die Anhänge des 3. Abdominalsegments mit den lateralen Tracheeneinstülpungen vor ihrer Vereinigung. Ok. 1, Obj. 3.

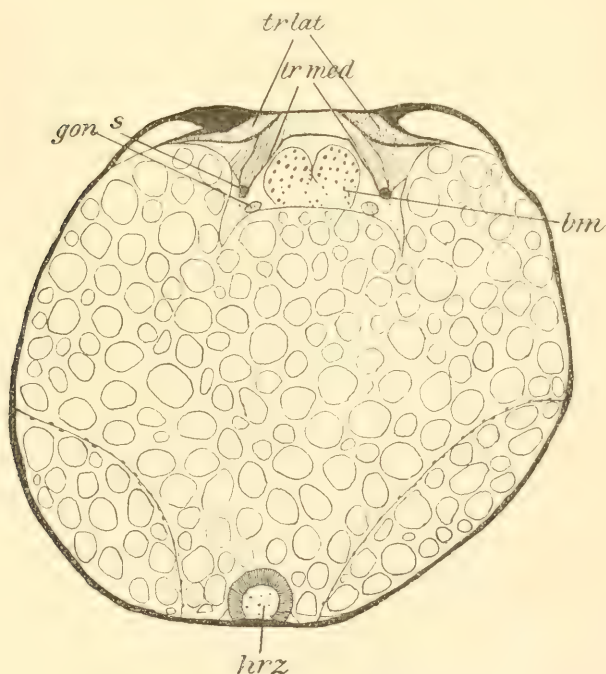


Fig. D¹.

Schräger Querschnitt durch dieselben Abdominalanhänge mit den lateralen Tracheeneinstülpungen, in der Richtung der paarigen medialen Tracheenanlage (Entapophyse) geführt, die rechts deutlich hervortritt. Die 4 Anlagen haben sich noch nicht vereinigt. Ok. 1, Obj. 3.

Etwa der Fig. T entspricht der in Fig. C¹ dargestellte Querschnitt durch beide Anhänge des 3. Abdominalsegments. In dem Raume medial zwischen den Anhängen sind die Bauchmarkstränge, die Gonaden und die abdominalen Längsmuskeln quergetroffen. Den einen Anhang gibt Fig. 51, Taf. 34 in stärkerer Vergrößerung wieder. Hier erscheint zwischen der angelegten Extremität und der Körperoberfläche ein Spalt, die Anlage des lateralen Tracheenstammes. Die ectodermale Entapophyse verläuft nach innen vorn, ist also auf den Querschnitten nicht in ganzer Ausdehnung zu sehen. Infolge der Verlagerung der Muskulatur ins Innere ist sie zu einem hier noch soliden Zellenstrang geworden. Wir sehen diese Bildung auf einem etwas spätern Stadium, kurz vor der Vereinigung der beiderseitigen Anhänge in der Mediane, in der Fig. D¹. Besonders rechts in der Figur ist die Verbindung der Sehne mit der Körperoberfläche in Form eines aus parallelen Zellen bestehenden Streifens deutlich sichtbar. Er erscheint deshalb in ganzer Länge, weil der Schnitt nicht rein transversal, sondern etwas frontal geführt wurde.

Zwischen dem 2. Sehnenpaar liegt das Bauchmark. Das Lumen des lateralen Tracheenspalt ist fast ganz mit chitinisierender Substanz ausgefüllt, genau wie es bei der Lungeneinstülpung um diese Zeit der Fall ist.

Auf Sagittalschnitten ist die Entapophyse natürlich auch in ganzer Länge sichtbar. Das zeigt für das Stadium der Fig. Oa u. b die Abbildung Fig. 52, Taf. 34. Von der 2. Sehne der ventralen Abdominalmuskeln zieht die Entapophyse ventral und caudal bis zur Körperoberfläche. Sie hat hier schon die Form einer engen Röhre angenommen und läßt sich nunmehr als mediale Trachee bezeichnen. Mit der 2. Sehne ist sie durch Muskel- bzw. Sehnenfasern eng verbunden. Dieses Stadium hat SIMMONS bemerkt und beschrieben, seine Vermutung von einer Zweiteilung am Ende der Röhre trifft aber auch hier nicht zu. Die Teilung des medialen Tracheenstammes bei *Agelena* entsteht später und ist im übrigen ganz unbedeutend.

An ihrem lateralen Ende steht die mediale Tracheenanlage mit der lateralen in Verbindung. Zwischen den beiden medialen Anlagen zeigt das Ectoderm eine leichte Einbuchtung.

Ein etwas späteres Entwicklungsstadium führt uns dann Fig. 53 vor Augen, die einen Querschnitt durch eine junge Spinne wiedergibt. Es sind nur die beiden lateralen Tracheenanlagen getroffen, die sich jetzt median vereinigt haben. Im Innern sind die abdominalen Längsmuskeln unterhalb des Sehnenpaares quergeschnitten.

Der Vorraum und seine Mündung nach außen ist noch nicht entwickelt: das Bild entspricht darin der ectodermalen Genitalöffnung in diesem Stadium (Fig. 28, Taf. 32).

Endlich gibt die Fig. 54 einen Schnitt durch den Hinterleib im Bereiche der Tracheen wieder. Der Schnitt wurde in der Richtung der medialen Tracheen, also von dorsal vorn nach hinten ventral geführt (vgl. zur Orientierung die Fig. Ob, die sich aber auf ein viel früheres Stadium bezieht). Dementsprechend sind medialer und lateraler Tracheenstamm in Fig. 54 längsgetroffen zu sehen. Beide zeichnen sich hier noch durch einen auffallend geraden Verlauf aus. Die Verbindung des medialen Stammes mit der Muskulatur ist dieselbe wie in der Fig. 52. Nach LAMY wird auch die ausgebildete mediale Trachee durch chitinierte Sehnenfäden mit der 2. abdominalen Sehne verbunden. Der laterale Stamm verschwindet nur scheinbar in der Figur an den Muskeln. Er erstreckt sich zu dieser Zeit schon viel weiter. Die Wand der Tracheen zeigt bereits das chitinöse Gitter, das zuletzt von LAMY genau beschrieben wurde. Das wohlausgebildete Lumen im Vorhof der Tracheen ist auf diesem Schnitte nicht getroffen, aber die Kontur des Vorhofes ist deutlich zu sehen. Das Innere der Spinnwarze rechts wurde in der Zeichnung nicht ausgefüllt.

Die weitere Ausbildung der Tracheen besteht im wesentlichen in einem bedeutenden Längenwachstum sowie in einer geringen Verzweigung der medialen Stämme. Was die Frage nach der Erneuerung der Atemluft in diesen Röhren wie in den Lungen anlangt, so dürfte wohl bei dem Fehlen von äußerlich sichtbaren Respirationsbewegungen (PLATEAU) die Ursache dafür in den Kontraktionen namentlich der abdominalen ventralen Muskulatur liegen. Das Gleiche scheint A. SCHNEIDER angenommen zu haben, dessen ausführliche Arbeit mir leider nicht zugänglich war.

Die Lage der ausgebildeten Tracheen vor den Spinnwarzen kommt somit erst im Verlaufe der Entwicklung durch die Verlagerung der trachealen Abdominalanhänge zustande. Dieses Resultat der Entwicklungsgeschichte stimmt auch mit der vergleichenden Morphologie überein. Bei manchen Spinnen (*Dysderidae*, *Argyroneta*) münden die Tracheen in geringem Abstände hinter den Lungen. Offenbar hat hier die Verlagerung bzw. Streckung des 3. Abdominalsegments nicht stattgefunden. Eine Reihe von Gattungen nimmt ferner nach LAMY eine Mittelstellung ein; die Tracheen münden hier auf der Mitte der Ventralseite oder auf dem hintern Drittel. End-

lich läßt sich sogar bei den Gattungen und Arten einer einzigen Gruppe, den Anyphaeneae, die Verlagerung des Tracheenstigmas von vorn nach hinten auf allen Stadien verfolgen.

5. Über die phylogenetische Entwicklung der Respirationsorgane.

Ich bin bei der Darstellung der Entwicklung von Lungen und Tracheen absichtlich auf alle phylogenetischen Fragen nicht eingegangen, weil sie mit der Feststellung des tatsächlichen Verlaufs der Entwicklung nichts zu tun haben, ja einer genauen Beobachtung bisher oft im Wege standen, wie die Literatur zeigt.

Zum Schlusse wird es aber notwendig sein, auf das phylogenetische Problem ganz kurz einzugehen. Ich möchte dabei nicht die Literatur über die *Limulus*-Theorie rekapitulieren, zumal da sie schon von LAMY ausführlich besprochen ist, sondern nur versuchen anzudeuten, welche sichern Schlüsse sich bei Berücksichtigung der obigen Ergebnisse hier ziehen lassen.

Zunächst werden wir darauf verzichten müssen, speziell auf die Respirationsorgane eine nähere Verwandtschaft der Arachnoideen mit den übrigen Tracheaten zu begründen. Der ähnliche Bau der Tracheen läßt sich auf die gleichen mechanischen Bedingungen zurückführen. Unmöglich ist vollends die direkte ontogenetische Ableitung der Lunge von der Trachee, wie sie JAWOROWSKI, offenbar von der Theorie inspiriert, versucht hat. Die noch weiter gehenden Spekulationen von BERNARD, der die Gift-, Maxillar-, Coxal-, Spinn-drüsen sowie die Lungen und Tracheen der Arachnoideen von den Borstendrüsen der Anneliden ableiten will, sind ganz haltlos. Gegen die Homologisierung der letztern Gebilde spricht schon der Umstand, daß die Coxaldrüsen mesodermalen Ursprungs sind, die Spinn-drüsen auf der Spitze der Anhänge münden, zum Teil sogar Neubildungen darstellen, die Lungen und Tracheen endlich hinter den Anhängen entstehen.

Auf der andern Seite steht die Frage, ob nicht Lungen und Tracheen mit den Kiemen des *Limulus* zu vergleichen sind. Für die Ableitung der Lungen kommt besonders KINGSLEY's Modifikation der LANKESTER'schen Theorie in Betracht. In der Tat ist die Übereinstimmung in der Entwicklung der *Limulus*-Kieme und der Spinn-lunge überraschend. In beiden Fällen treten äußerlich an der Rückwand der Extremität Falten auf, die ersten ventral (distal), die folgenden weiter dorsal nach der Basis der Extremitäten zu.

Diese Übereinstimmung muß mehr betont werden, als es LAMY tat, dem PURCELL's Angabe von einer äußern Entstehung der Lungenfalten (vor dem Einsinken des Anhangs) nicht gesichert erschien. Es ist nicht richtig, wie LAMY auf Grund der ihm vorliegenden Literatur annahm, die Lungen und die Tracheen auf eine primäre Einstülpung zurückzuführen, die entweder durch Fortwachsen am Grunde zur Trachee oder durch Faltung ihrer Vorderwand zur Lunge würde. Denn die ersten Lungenfalten entstehen außen an der Rückwand des Anhangs.

Es muß hier noch eine Annahme erwähnt werden, durch die BERTEAUX eine nähere Verwandtschaft der Lungen mit den Kiemen der Pöcilopoden und Edriophthalmen begründen will. Die Schemata von BERTEAUX sind ganz unzutreffend. Die Lungenblätter sind nicht unicellulären Ursprungs, sie entstehen nicht als solide einreihige Zapfen oder Sprossen in der zuerst eingestülpten Höhlung, wie BERTEAUX meint. Auch die Deutung von LOCY's Figuren zu diesem Zweck ist unberechtigt, worauf schon LAMY hinwies.

Ebenso wie die Lungen der Spinnen entstehen wahrscheinlich die der Scorpione und Pedipalpen, soweit sich dies aus der Literatur beurteilen läßt. Allerdings würde nach BRAUER beim Scorpion und nach SCHIMKEWITSCH bei *Thelyphonus* die Faltenbildung von innen nach außen vor sich gehen. Doch wird diese Angabe BRAUER's von SOPHIE PEREYASLAWZEWA bestritten. (Diese Autorin gibt im übrigen eine Darstellung von der Lage der Lungen beim Scorpion [*Androctonus*], die von derjenigen ihrer Vorgänger [METSCHNIKOFF, LAURIE, BRAUER] vollkommen abweicht: „... les poumons sont placés non sous les rudiments des appendices, . . . mais exactement sur les bords supérieurs de leurs bases, à leurs côtés externes, n'ayant, semble-t-il, rien de commun avec eux.“) Als ein Unterschied zwischen Kiemen und Lungen muß noch erwähnt werden, daß die Lungen rein ectodermale Bildungen sind, die Kiemen dagegen Mesoderm enthalten. Für die phylogenetische Frage ist aber dieser Unterschied wohl nicht von besonderer Bedeutung. Einen sichern Beweis für die Entstehung des einen Organs aus dem andern kann uns allerdings auch die Gleichartigkeit der Faltenbildung nicht liefern. Daß die Ähnlichkeit sehr auffallend ist, wurde schon betont; aber die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung kann nicht mehr tun, als auf diese Ähnlichkeit hinzuweisen.

Anm. Nach Ansicht mancher Autoren ist *Limulus* erst sekundär zum Wassertier geworden. Denkbar wäre immerhin die Zurückführung von

Lunge und Kieme auf eine gemeinschaftliche Grundform, nämlich die gegliederte Extremität. Die Ähnlichkeit der ersten Lungenfalten mit der ersten Anlage der Thoracalextrimitätengliederung ist überraschend.

Ihrer Lage nach würden die Lungen der Arachnoideen stets eine Zurückführung auf Kiemen gestatten, ganz im Gegensatz zu den Tracheen. Denn die direkte Ableitung der letztern von den Lungen, wie sie zugunsten der *Limulus*-Theorie versucht wurde, ist unhaltbar. Wir brauchen dabei nicht einmal auf die trachealen Stigmen am Cephalothorax der Solifugen und mancher Acarinen und Phalangiiden hinzuweisen, deren Tracheen genau den gleichen Bau zeigen wie die Abdominaltracheen der übrigen Arachnoideen und deshalb kaum einen so völlig andern Ursprung haben werden. Darauf wurde ja schon wiederholt von den Gegnern der *Limulus*-Theorie hingewiesen. Nein, schon die Bildung der medialen Tracheen im Abdomen der Araneinen zeigt uns, daß die Tracheen unabhängig von einer dem Lungensack homologen Einstülpung entstehen können, mit dem sich höchstens, nach PURCELL, die laterale Tracheenanlage vergleichen ließe. Jeder nähere Vergleich von Lunge und Trachee ist künstlich, wie auch BERTEAUX betont. Wir haben auch gar keinen wirklichen Anhalt dafür, wie wir uns die Bildung einer Trachee aus einer Lunge zu denken hätten. Auch MCLEOD's Anschauung, daß die dorsalste Lungenlamelle den Keim einer Trachee bilde, führt uns nicht weiter. Eine Zurückführung der Tracheen, dieser so einfachen Röhren, über den Umweg der Lungenbildung auf die Kiemen einer Ahnenform erscheint doch außerordentlich gekünstelt. Der Ersatz des 2. Lungenpaares durch Tracheen bei den Dipneumonen, und sogar des 1. Paares bei den Caponiiden, beweist ebensowenig die Entstehung der Tracheen aus den Lungen wie die umgekehrte Umwandlung.

Ich wollte mit diesen Bemerkungen nur auf die nächstliegenden Folgerungen aus den vorhandenen Tatsachen hinweisen. Die rein theoretische Diskussion, wie sich die Vorgänge vollzogen haben „könnten“, habe ich möglichst vermieden. Aussichtsreicher als bloße Spekulationen dürfte die biologische Betrachtungsweise sein. Es ist das Verdienst von LAMY, auf Grund einer größern Anzahl von Beispielen darauf hingewiesen zu haben, daß die verschiedene Ausbildung von Lungen und Tracheen kein Maßstab für die Organisationshöhe des Tieres ist; daß weder die einen noch die andern als die primitivern Formen betrachtet werden können, wie es die beiden entgegengesetzten Theorien verlangen, die ein Organ vom

andern ableiten. Beide Gebilde, Lungen wie Tracheen, kommen bei niedrigen wie bei hochstehenden Formen innerhalb der großen und der kleinen Gruppen vor. Ihre gleichzeitige Ausbildung in einem Tier aber steht in einem reziproken Verhältnis, in einem „balance-ment organique“. Denn der Zunahme der Lungenblätter entspricht im allgemeinen eine geringere Ausbildung der Tracheenverzweigung und umgekehrt. Die weitere Untersuchung dieser interessanten Beziehungen zwischen den lebendigen Organen scheint auch für die Zukunft mehr zu versprechen als die theoretischen Konstruktionen ihrer phylogenetischen Entwicklung.

Die vorliegenden Untersuchungen waren bereits im November vorigen Jahres abgeschlossen, die Drucklegung verzögerte sich aber aus verschiedenen äußern Gründen um mehrere Monate. Inzwischen sind wieder drei neue Arbeiten auf demselben Gebiet erschienen, die ich an dieser Stelle kurz besprechen will. Die Entwicklung der Lungen und Tracheen behandeln die Arbeiten von MONTGOMERY jr. und PURCELL (MONTGOMERY, On the spinnerets, cribrellum¹⁾, colulus, tracheae and lung-books of Araneads, in: Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia, May 1909. PURCELL, Development and origin of the respiratory organs in Araneae, in: Quart. Journ. microsc. Sc. [N. S.], Vol. 54, part. 1, 1909).

MONTGOMERY ist bei *Theridium* wie früher JANECK bei *Lycosa* zu dem Ergebnis gekommen, daß die primären „Lungen“-falten nur vorübergehende Bildungen sind und keine größere Bedeutung haben als ähnliche Falten an den Anhängen des Cephalothorax. Die definitiven Lungenlamellen entstehen nach ihm aus einer soliden Zellenmasse. Diese Auffassung deckt sich im wesentlichen mit der oben besprochenen Darstellung von JANECK. Dagegen ist sie mit meinen eignen Resultaten unvereinbar. Nach meiner Meinung ist es aber nicht wahrscheinlich, daß die so charakteristische Faltenbildung der frühen Stadien im einen Fall zweifellos den Beginn der Lungenblätterbildung bezeichnet, im andern dagegen keine Bedeutung besitzen soll. Auch die Abbildungen späterer Stadien bei MONTGOMERY entsprechen in Einzelheiten nicht meinen Beobachtungen. Namentlich die Bildungszone der neuen Lamellen (fig. 11?) ist nicht deutlich zu erkennen.

1) Verf. schreibt auffallenderweise durchweg *cribellum*.

In bezug auf die Entwicklung der Tracheen kommt MONTGOMERY zu folgendem Ergebnis: „the appendages of the third abdominal segment disappear entirely by merging with the circumjacent hypodermis and without forming any invagination. Quite independent of them and at the posterior margin of the third abdominal segment arises subsequently an unpaired ectoblastic impushing, the vestibulum, from the middle part of which grows forward a little before the time of hatching a single tracheal trunk.“

Auch diese Darstellung stimmt nicht mit meinen Ergebnissen überein. Ich kann auch hier nur auf die oben gegebene Beschreibung hinweisen, in der die Beziehungen der Tracheen zu den Anhängen des 3. Abdominalsegments ausführlich dargestellt sind. Die frühen Entwicklungsstadien der Tracheen hat MONTGOMERY augenscheinlich nicht bemerkt. Sein erstes Stadium (fig. 12) zeigt die Tracheenmündung schon direkt vor den Spinnwarzen, also nach der Längsstreckung des 3. Abdominalsegments und der Abflachung der zugehörigen Anhänge.

Im Einklang mit meinen Befunden steht dagegen die Angabe, daß die medialen Spinnwarzen nicht auf Entopoditen zurückzuführen sind, wie JAWOROWSKI angibt.

Die Arbeit von PURCELL bringt eine ausgezeichnete Darstellung der Entwicklung von Lungen und Tracheen. Ich habe in meiner Arbeit hervorgehoben, daß eine vor 14 Jahren erschienene kurze Mitteilung PURCELL's über denselben Punkt fast vollkommen meinen eignen Beobachtungen entspricht. Das Gleiche gilt von der ausführlichen Arbeit, soweit meine Untersuchungen reichen. Gewisse Unterschiede der Darstellung in bezug auf die Lungenbildung ergeben sich nur aus der besondern Bezeichnungsweise PURCELL's: Die Hohlräume zwischen den Lungenblättern werden *saccules*, die Blätter selbst *septa* genannt. Die „Säckchen“ treten bei *Agelena* nicht so deutlich als solche hervor, wie es die fig. 13b bei PURCELL für *Attus floricola* zeigt. Auch die von PURCELL erwähnten Unterschiede in der Dicke der Wände eines jeden Säckchens sind hier nicht auffallend. Von wirklichen Differenzen muß noch erwähnt werden, daß nach PURCELL bei der Bildung der primitiven Chitinsäckchen die beiden benachbarten Chitinmembranen auch bei *Agelena* anfangs verschmolzen sind. Nach meinen Befunden sind aber die Chitinlamellen schon bei ihrer Bildung durch einen jetzt allerdings sehr feinen Spalt getrennt, der dem Hohlraum zwischen den primitiven Falten entspricht.

Die Dottersepten werden von PURCELL, abweichend von der oben vertretenen Auffassung, als mesodermal bezeichnet. Dagegen entsprechen auch die Angaben über die Entstehung der Spinndrüsen meinen Befunden.

Ich habe oben die Ergebnisse meiner eignen Untersuchungen über die Entwicklung von Lungen und Tracheen so wiedergegeben, wie sie — unabhängig von PURCELL's ausführlicher Arbeit — entstanden sind. Trotz der weitgehenden Übereinstimmung in den Resultaten wird meine Arbeit vielleicht auch jetzt nicht unwillkommen sein, einmal im Hinblick auf die neuerdings erschienenen Darstellungen von JANECK und MONTGOMERY, dann aber auch in Rücksicht auf die Art der Behandlung, die von der PURCELL's ziemlich abweicht. Ich denke hier vor allem an die Verwendung von Sagittalschnitten zum Studium der Lungenentwicklung. PURCELL hat diese Schnittrichtung wegen der Drehung der Lungenanhänge im Laufe der Umrollung als irreführend verworfen und in diesem Sinne auch die Arbeit von SIMMONS kritisiert. Doch meine ich, daß diese Gefahr nicht vorhanden ist, wenn man sich an Aufsichtsbildern und Querschnitten die wirkliche Richtung der Falten klar macht. Die Sagittalschnitte können dann mit Vorteil zur Demonstration des allmählichen Übergangs der primitiven Falten in die definitiven Lungenblätter verwendet werden, wie das in meiner Arbeit geschehen ist.

Endlich ist hier noch eine dritte Arbeit zu erwähnen: CLARA HAMBURGER, Die Entwicklung des Darmkanals der *Argyroneta aquatica*, in: Verh. naturhist.-med. Ver. Heidelberg (N. F.), Vol. 10, Heft 4, 1910. Die Angaben, die in dieser vorläufigen Mitteilung über die Entstehung der Rectalblasenanlage (von der Verf. als undifferenzierte entodermale Mitteldarmanlage bezeichnet), des eigentlichen hintern Mitteldarmes, der MALPIGHI'schen Gefäße und der „Leber“ gemacht werden, entsprechen vollkommen der oben gegebenen Darstellung, bis auf die Bezeichnung „entodermal“, deren Berechtigung ich bestreiten muß.

Literaturverzeichnis.

Außer der in meiner ersten Abhandlung angeführten Literatur wurde benutzt:

- BERLESE, Circa il mesointestino di alcuni Aracnidi, in: *Rivista Patol. vegetale*, Vol. 7, 1899.
- BERNARD, An endeavour to show that the tracheae of the Arthropoda arose from setiparous glands, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 5, *Anat.*, 1892.
- , Additional notes on the origin of the tracheae from setiparous glands, in: *Ann. Mag. nat. Hist.* (6), Vol. 11, 1893.
- BERTEAUX, Le poumon des Arachnides, in: *Cellule*, Vol. 5, 1889.
- BERTKAU, Über die Respirationsorgane der Araneen, in: *Arch. Naturgesch.*, Vol. 1, 1872.
- , Über den Bau und die Funktion der sogenannten Leber bei den Spinnen, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 23, 1884.
- , Über den Verdauungsapparat der Spinnen, *ibid.*, Vol. 24, 1885.
- , Zu J. LEBEDINSKY, „Die Entwicklung der Coxaldrüse bei Phalangium“, in: *Zool. Anz.*, Jg. 15, 1892.
- BONNET, Recherches sur l'anatomie comparée et le développement des Ixodidés, in: *Ann. Univ. Lyon (N. S.)*, Fasc. 20, 1907.
- FAUSSEK, in: *Mém. Acad. Sc. Pétersbourg*, Cl. phys.-math. (8), Vol. 24, No. 3, 1909.
- , Über Guaninablagerung bei Spinnen, in: *Zool. Anz.*, Vol. 32, 1909.
- JAWOROWSKI, Die Entwicklung der sogenannten Lungen bei den Arachniden etc., in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 58, 1894.
- , Die Entwicklung des Spinnapparats bei *Trochosa singoriensis* etc., in: *Jena. Ztschr. Naturwiss.*, Vol. 30, 1895.
- LAMBERT, History of the procephalic lobes of *Epeira cinerea*, in: *Journ. Morphol.*, Vol. 20, 1909.

- LAMY, Recherches anatomiques sur les trachées des Araignées, in: Ann. Sc. nat. (8), Zool., Vol. 15, 1902.
- LAURIE, The embryology of a Scorpion (*Euscorpius italicus*), in: Quart. J. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 31, 1890.
- , On the development of the lung-books in *Scorpio fulvipes*, in: Zool. Anz., Jg. 15, 1892.
- LEBEDINSKY, Die Entwicklung der Coxaldrüse bei *Phalangium*, ibid.
- LOMAN, J. C. C., Über die morphologische Bedeutung der sogenannten Malpighischen Gefäße der echten Spinnen, in: Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen. (2), Vol. 1, 1886—1887, Leiden.
- MACLEOD, Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des Arachnides, in: Arch. Biol. Vol. 5, 1884.
- METSCHNIKOFF, Embryologie des Scorpions, in: Z. wiss. Zool., Vol. 21, 1871.
- PEREYASLAWZEWA, SOPHIE, Contributions à l'histoire du développement du Scorpion (*Androctonus ornatus*), in: Ann. Sc. nat. (9), Zool., Vol. 6, 1907.
- PLATEAU, De l'absence de mouvements respiratoires perceptibles chez les Arachnides, in: Arch. Biol., Vol. 7, 1886.
- SCHIMKEWITSCH, Über Bau und Entwicklung des Endosternits der Arachniden, in: Zool. Jahrb., Vol. 8, Anat., 1894.
- SCHNEIDER, Sur les appareils circulatoires et respiratoires de quelques Arthropodes, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 113, p. 94, 95, 1891.
- , Mélanges arachnologiques, in: Tabl. Zool., Poitiers, Vol. 2, 1892 (war mir nicht zugänglich).
- SIMMONS, Development of the lungs of Spiders, in: Tuft Coll. Stud., No. 2, 1894. Reprinted from: Amer. Journ. Sc. Art (3), Vol. 48, 1894.
-

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Abbildungen beziehen sich auf *Agelena labyrinthica* CLERCK,
die angegebene Vergrößerung auf LEITZ.

<i>abd</i> Abdomen	<i>lm</i> Längsmuskel
<i>ausf</i> Ausführungsgang	<i>long</i> longitudinal
<i>blg</i> Blutgefäß	<i>mid</i> Mitteldarm
<i>bm</i> Bauchmark	<i>mddr</i> Mitteldarmdrüsen
<i>coels</i> Cölomsack	<i>dors. ant</i> vorderer dorsaler Ast
<i>d</i> Dotter	<i>dors. post</i> hinterer dorsaler Ast
<i>dors</i> dorsal	<i>long</i> longitudinaler Ast
<i>dors. spt</i> dorsales Septum	<i>m</i> Muskel
<i>dorsov. m</i> dorsoventraler Muskel	<i>mes</i> Mesoderm
<i>drd</i> Drüsendarms	<i>ov</i> Ovarium
<i>drdz</i> Drüsendarmszellen	<i>prd</i> Proctodäum
<i>dz</i> Dotterzellen	<i>rbl</i> Rectalblase
<i>ect</i> Ectoderm	<i>s</i> Sehne
<i>excr</i> Excremente	<i>sl</i> Schwanzklappen
<i>fr. dz</i> freie Dotterzellen	<i>spdr</i> Spinnrüsen
<i>ggl</i> Ganglion	1.—4. <i>spt</i> 1.—4. Septum
<i>gon</i> Gonade	<i>spw. v</i> vordere Spinnwarzen
<i>h</i> Hülle	<i>spw. h</i> hintere Spinnwarzen
<i>hod</i> Hoden	<i>ssp</i> Schwanzspitze
<i>hr 2</i> Hinterrand des 2. Abdominal-	<i>st</i> Stigma
segments	<i>thor</i> Thorax
<i>hrz</i> Herz	<i>tr</i> Trachee
<i>l</i> Lunge	<i>tr. med</i> medialer Tracheenstamm
<i>lbl</i> Lungenblätter	<i>tr. lat</i> lateraler Tracheenstamm

Tafel 30.

Fig. 1—5. Sagittalschnitte durch Embryonen von zunehmendem Alter, die Rectalblase und die Bildung des Mitteldarmes zeigend. Ok. 1, Obj. 5 (LEITZ).

Fig. 6. Sagittalschnitt durch das Proctodäum. Aus der gleichen Serie wie Fig. 5. Ok. 1, Obj. 5.

Fig. 7—9. 3 weitere Sagittalschnitte aus derselben Serie. Mitteldarmdrüsen in ihrer Beziehung zur Rectalblase. Die Figuren sind gegen die Figg. 5—6 etwa um 90° gedreht; Fig. 9 nicht ganz soviel. Ok. 1, Obj. 5.

Fig. 10, 11. Älteres Stadium. 2 Querschnitte durch das Darmrohr an seinem untern Ende (Fig. 10, Mündung in die Rectalblase) und an seinem Übergang in eine Dottergrenzlamelle, das spätere Drüsendarmpithel (Fig. 11). Ok. 1, Obj. 5.

Tafel 31.

Fig. 12. Querschnitt aus derselben Serie wie Fig. 10 u. 11. Darmrohr, Mitteldarmdrüsen, Ovarien. Bildung des Drüsendarmpithels. Ok. 1, Obj. 7.

Fig. 13. Etwas älter. Querschnitt durch das obere Ende des Mitteldarmes und die angrenzenden Lappen des Drüsendarmpithels. Vgl. Textfigur M. Ok. 1, Obj. 7.

Fig. 14. Schräger Querschnitt durch einen Embryo während der Umrollung, parallel zu den Abdominalextrimitäten durch Bauchmark und abdominale Cölomsäcke geführt. Ok. 1, Obj. 5.

Fig. 15—16. 2 Schnitte einer entsprechenden Querschnittserie, durch die Cölomsäcke des 5.—6. Abdominalsegments gehend. Ok. 1, Obj. 5.

Fig. 17. Etwas älteres Stadium. Sagittalschnitt durch den 3. abdominalen Cölomsack. Ok. 1, Obj. 5.

Fig. 18. Schräger Sagittalschnitt durch das Abdomen und den angrenzenden Teil des Thorax eines ventral gekrümmten Embryos. Gonade mit 3 Anschwellungen, dem durch Ziffern bezeichneten 3.—5. Abdominalsegment entsprechend. Hinter dem 3. Segment die Stelle der Tracheeneinstülpung, bis zur Sehne *s* reichend. Entsprechende Befestigung der Längsmuskeln hinter 4 u. 5. Ok. 1, Obj. 5.

Fig. 19. Analoger Sagittalschnitt durch das Hinterende einer Gonade, die dem 4.—6. Abdominalsegment entsprechenden Anschwellungen zeigend. Ok. 1, Obj. 5.

- Fig. 20. Längsschnitt durch einen Teil eines jungen Hodens. Ok. 1, Obj. 7.
 Fig. 21. Längsschnitt durch einen Teil eines wenig ältern Ovariums. Ok. 1, Obj. 7.
 Fig. 22. Querschnitt durch die beiden Hoden. Späteres Stadium. Ok. 1, Obj. 7.
 Fig. 23. Längsschnitt durch einen Teil eines Hodens. Ok. 1, Obj. 7.
 Fig. 24. Dsgl. Ovarium, etwas jünger als der Hoden in Fig. 23. Ok. 1, Obj. 7.

Tafel 32.

Fig. 25. Sagittalschnitt durch den Cölomsack des 2. Abdominal-segments, medial von den primitiven Lungenblättern geführt. Das somatische Blatt ist in einen trichterförmigen Fortsatz mit zylindrischen Zellen ausgezogen, der gegen die Körperoberfläche gerichtet ist. Ok. 1, Obj. 5.

Fig. 26. Entsprechender Sagittalschnitt durch ein älteres Stadium. Zwischen dem Ectoderm des Abdomens und des Cephalothorax liegt die 2. Abdominalextrimität, in der noch einige Lungenblätter getroffen sind. Aus derselben Serie wie Fig. 35, Taf. 33. Ok. 1, Obj. 5.

Fig. 27. Entsprechender Sagittalschnitt durch ein älteres Stadium. Der Ausführungsgang reicht bis an die Körperoberfläche. Ok. 1, Obj. 5.

Fig. 28. Ein Ausführungsgang aus der Textfig. B¹, stärker vergr. Ok. 1, Obj. 7.

Fig. 29. Dorsales Dotterseptum. Ok. 1, Obj. 5.

Fig. 30—40. 11 Sagittalschnitte durch den Anhang des 2. Abdominal-segments zur Demonstration der Lungenentwicklung, gleich orientiert. Fig. 30—36 wurde mit Ok. 1, Obj. 5 gezeichnet; Fig. 37—40 mit Ok. 1, Obj. 7.

Fig. 30. 1. Stadium, jünger als das der Textfig. Q.

Fig. 31. Entspricht der Fig. Q. Die oberste Kerbe an der Rückwand des Anhangs ist am tiefsten.

Fig. 32. Steht zwischen Fig. R u. S.

Fig. 33. Entspricht Fig. S. Die Extremität legt sich der Körperoberfläche an. Unter ihr das Ectoderm im Flächenschnitt, rechts der Cölomsack des 3. Abdominalsegments.

Fig. 34. Entspricht Fig. T. Die Extremität ist eingesunken. Bei *hr*2 ihr Hinterrand. Vor der Bildung der Chitinlamellen.

Tafel 33.

Fig. 35—37. 3 Sagittalschnitte aus einer Serie, ungefähr vom Alter der Fig. U. Lungenbildung. Fig. 35: Schnitt lateral durch die eingesunkene Extremität geführt. Fig. 36: Weiter medial. Chitinisierung des Ectoderms und der Lamellen. Beziehung des Vorderrandes der Lungenblätter zur Assimilation des Dotters. Fig. 37: Noch weiter medial geführter Schnitt bei stärkerer Vergrößerung. Lungenblätter z. T. noch solid, mit freiem Hinterrand. Auftreten von Hohlräumen. Bei \times aus dem Verband losgelöste Zellen darin.

Fig. 38—40. 3 Schnitte aus derselben Serie wie Fig. Oa und b. Zunahme des Lungenvolumens, Verminderung der Zahl der Kerne gegen früher. Vorderrand der Lungenblätter in Beziehung zum Dotter, Hinterrand frei. Fig. 39: Einige Lungenblätter mit einer eingeschlossenen Dotterzelle. Fig. 40: Schnitt durch das laterale Ende der Lunge mit der Zellenwucherung am innern Ende der lateral gerichteten Einstülpung, aus der die Lamellen nacheinander gebildet werden.

Fig. 41—55 wurde mit Ok. 1, Obj. 5 gezeichnet.

Fig. 41—43. 3 Querschnitte durch die Lungenextremität, in der Richtung von hinten nach vorn geführt. Vgl. Fig. Q. Die ersten Falten treten an der Medialseite auf, die folgenden weiter lateral.

Fig. 44—45. 2 entsprechende Querschnitte durch das Stadium der Fig. S. Extremität mit den Falten tiefer eingesunken.

Fig. 46. Analoger Querschnitt durch das Stadium der Fig. U und der Fig. 35—37. Beginn der Bildung der Chitinlamellen an den Lungenblättern.

Fig. 47. Sagittalschnitt durch den Anhang des 3. (u. 4.) Abdominalsegments, etwa im Stadium der Fig. Q.

Fig. 48. Dsgl. Anderes Exemplar.

Tafel 34.

Fig. 49—50. 2 Sagittalschnitte, lateral und medial durch den Anhang des 3. Abdominalsegments geführt. Stadium der Fig. S.

Fig. 51. Querschnitt durch denselben Anhang im Stadium der Fig. T u. C¹. Der Spalt zwischen Appendix und Körperwand wird zur lateralen Tracheenanlage.

Fig. 52. Sagittalschnitt durch die 2. abdominale Sehne und die Entapophyse hinter dem 3. Abdominalsegment, die zur medialen Trachee wird. Rechts davon Muskulatur in Bildung. Aus derselben Serie wie Fig. O.

Fig. 53. Querschnitt durch eine junge Spinne, im Bereich der lateralen Tracheenstämme.

Fig. 54. Transversal-frontaler Schnitt durch den Hinterleib einer etwas ältern Spinne, in der Richtung der trachealen Entapophyse geführt (vgl. zur Schnittrichtung Fig. Ob). Der Vorhof und beide Tracheenstämme einer Seite sind gezeichnet. Innenwand der Tracheen mit chiti-nösem Gitterwerk ausgekleidet.

Fig. 55. Querschnitt durch einen Embryo während der Umrollung, in der Entwicklung zwischen Fig. R und S stehend. Die 4 Abdominalanhänge sind getroffen. Umbildung des somatischen Mesoderms zu den segmentalen Längsmuskeln des Abdomens, die hinter den Abdominalanhängen ansetzen.

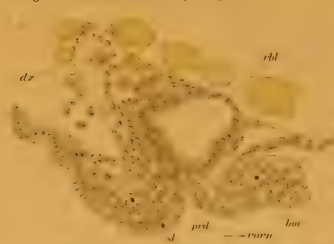


Fig. 1.

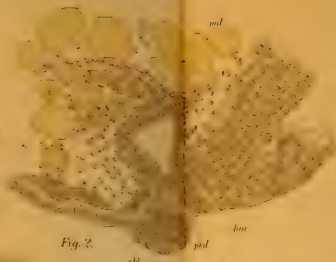


Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.

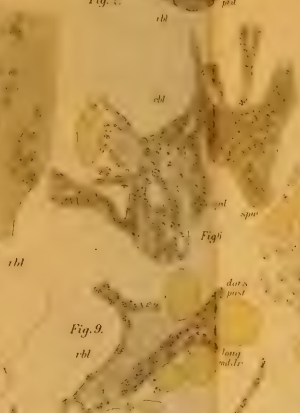


Fig. 9.



Fig. 1.



Fig. 10.

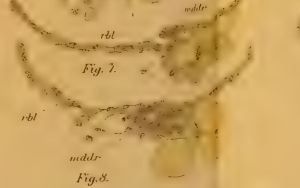


Fig. 8.



Fig. 5.



Fig. 25.



Fig. 26.



Fig. 27.

Fig. 28.



Fig. 30.

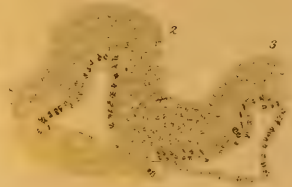


Fig. 31.

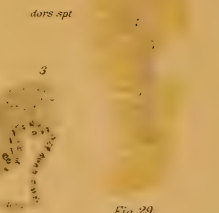


Fig. 29.



Fig. 32.



Fig. 33.



Fig. 34.





Fig. 35



Fig. 36



Fig. 44

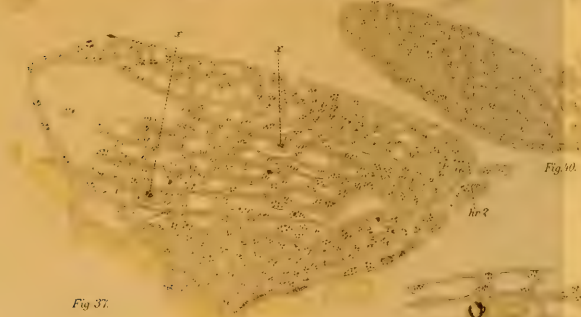


Fig. 37



Fig. 40

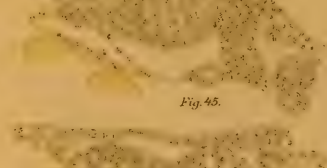


Fig. 45



Fig. 41



Fig. 46

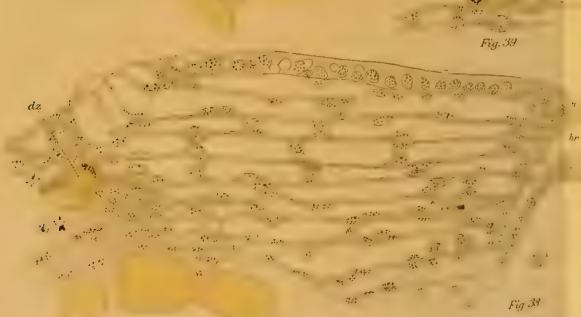


Fig. 38



Fig. 42

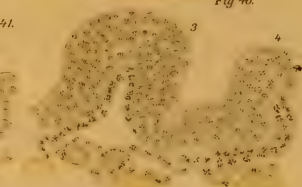


Fig. 47



Fig. 43



Fig. 48

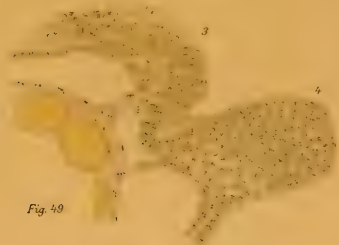


Fig. 49

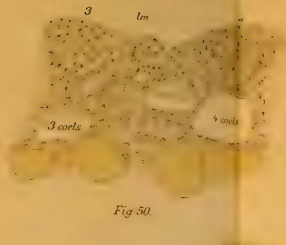


Fig. 50.

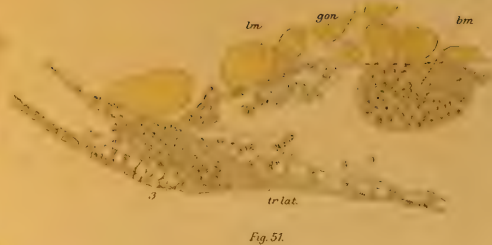


Fig. 51.



Fig. 52.

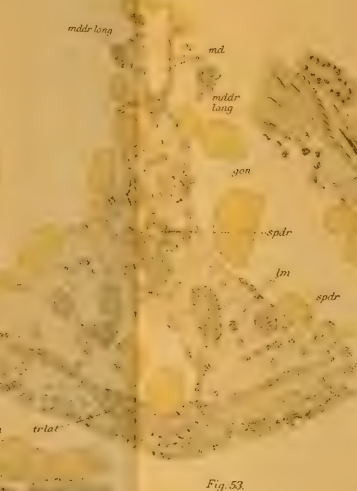


Fig. 53.



Fig. 54.

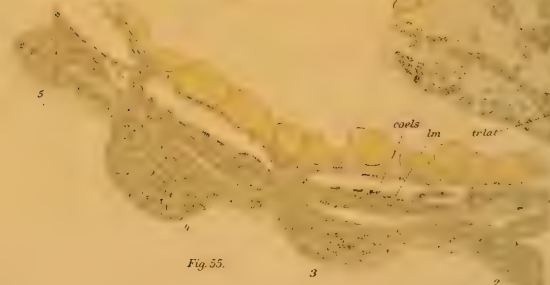


Fig. 55.



*Nachdruck verboten,
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Die Dufteinrichtungen der Neotropiden.

Von

Otto Hirt.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.)

Mit Tafel 35—38 und 20 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

- I. Einleitung.
- II. Lage des Duftorgans.
- III. Einflüsse des Duftorgans auf die Gestaltung des Flügels.
 - a) Aderverlauf.
 - b) Ausbuchtungen in der Flügelfläche.
- IV. Beschuppung des Hinterflügelhaftfeldes beim Weibchen.
- V. Beschuppung des Hinterflügelhaftfeldes beim Männchen.
 - a) Duftfelder oder -flecke.
 - 1. Allgemeines.
 - 2. Duftschuppen.
 - b) Borstenbüschel.
 - c) Die übrigen Schuppen des Haftfeldes.
- VI. Das Haftfeld des Vorderflügels.
 - a) beim Weibchen.
 - b) beim Männchen.
- VII. Funktion des Duftorgans.
- VIII. Funktion des Haftfeldes.
- IX. Zur Phylogenie des Duftorgans.
 - a) Beschuppung.
 - 1. Duftfeld.
 - 2. Borstenbüschel.
 - 3. Haftfeldschuppen.
 - b) Geäder.
 - c) Veränderungen der Flügelfläche

I. Einleitung.

Nachdem die Duftschuppen von BAILIF (1835) aufgefunden worden waren und man erkannt hatte, daß sie nur dem Männchen zukommen, dauerte es lange Zeit, bis über ihre Funktion und Bedeutung Klarheit herrschte. Man fand mit der Zeit verschiedene Formen, und je nach der Gestalt wurden die verschiedensten Vermutungen über ihre Bedeutung ausgesprochen. Man hielt sie zunächst für Mißbildungen, dann wieder für Organe, welche Luft in die Tracheen nach Art eines Blasebalges einführen sollten usw. Aufschluß über Bedeutung und Zweck brachte zuerst FRITZ MÜLLER (1877). Er bemerkte zufällig an einem „jugendfrischen“ Männchen von *Callidryas argante*, das er gerade gefangen hatte, einen moschusähnlichen Geruch, und es gelang ihm festzustellen, daß der Duft von einem nahe dem Vorderrande und auf der Oberseite des Hinterflügels befindlichen langen Borstenbüschel ausging. Die daraufhin angestellten Untersuchungen weiterer Arten und Gattungen ergaben, daß der Duft Haarbüscheln oder Flecken, die aus Duftschuppen bestehen, entströmt. Diese Angabe bestätigte WEISMANN (1878) bald nach ihrem Bekanntwerden durch den Hinweis auf ein einfaches Experiment. Wischt man bei dem Männchen von *Pieris napi*, wo die Duftschuppen (Federbuschschuppen) zwischen den gewöhnlichen Schuppen über die ganze Flügeloberseite zerstreut stehen, den weißen Flügelstaub des lebenden Tieres ab, so nimmt man an demselben einen „recht starken, würzigen Duft“ wahr, welcher mit Citronen- oder Melissenäther vergleichbar ist, woraus folgt, daß die Schuppen die Träger des Duftes sind. WEISMANN zeigte ferner, daß entgegen der bisherigen Annahme die Hypodermisbildungszellen in den zwischen den „Rippen“ gelegenen Flügelflächen nicht durchweg zugrunde gehen, sondern zum großen Teil erhalten bleiben, womit die Möglichkeit einer Secretion gegeben war. Diesen Entdeckungen folgten weitere Forschungen. FRITZ MÜLLER (1877, 1881) selbst untersuchte die brasilianischen Formen; AURIVILLIUS (1880) beschrieb die Dufteinrichtungen nordischer Falter, äußerte aber noch Bedenken über die angegebene Funktion; HAASE (1886, 1887, 1888) gab Aufschluß über die verschiedenen Duftorgane indischer Schmetterlinge. Spätere Arbeiten, die sich mit der Anatomie dieser Organe befaßten, bestätigten die Auffassung FRITZ MÜLLER'S und WEISMANN'S. Durch ILLIG (1902) wurde der drüsige Charakter der unter den Duftschuppen befindlichen Zellen nachgewiesen und

durch FREILING (1909) bestätigt, so daß die Auffassung, daß es sich um ein Duftorgan handelt, völlig gesichert erscheint.

Nachdem man einigermaßen Klarheit über die Bedeutung dieser Einrichtungen erlangt hatte, war es bei der Mannigfaltigkeit, in der sie auftreten, von Interesse, Aufschluß zu erhalten darüber, wie sich hierin die Glieder einer Familie verhalten. KÖHLER (1899) untersuchte im Freiburger zoologischen Institut von diesem Gesichtspunkte aus die *Lycaeniden* und gab Aufschluß über die Phylogenie jener Duftschnuppen. Er folgerte aus Anordnung und Übergängen der Schnuppenformen in andere, daß die Duftschnuppen aus besondern, haarförmigen hervorgingen und noch hervorgehen, die in Reihen etwas basalwärts von denen der Grund- und Deckschnuppen stehen, und führte jene haarförmigen Schnuppen auf die der *Trichopteren* zurück.

Während sich diese Arbeit mit auf dem Flügel zerstreut stehenden Duftschnuppen befaßt, soll im Folgenden das höher organisierte Duftorgan der Neotropiden von demselben Gesichtspunkte aus einer Betrachtung unterzogen und zunächst versucht werden, festzustellen, ob und in welcher Weise der Sexualdimorphismus des Flügelgeäders mit dem Duftorgan im Zusammenhang steht, ferner auf welche Art die Beschuppung in Anpassung an die Duftfunktion modifiziert worden ist, um hieraus nach Möglichkeit auf den Entwicklungsgang des Duftorgans Schlüsse zu ziehen.

Die Neotropiden sind früher zu den durch ihre Mimikry bekannten *Heliconiden* gestellt worden, denen sie äußerlich sehr ähnlich sehen; aber in Organisation, Geäder und Raupenbildung sind sie so sehr verschieden, daß man sie von jenen trennt und entweder als eigene Familie oder als Unterfamilie der *Danaiden* auffaßt, mit denen sie im Geäder des Vorderflügels übereinstimmen. Sie sind ausschließlich auf die „Neotropische Region“, d. h. auf das tropische Amerika, beschränkt, wo sie die *Danaiden* der alten Welt zu ersetzen scheinen. Sie sind Bewohner des dichten Urwaldes und erreichen im Gebiet des Amazonasstromes die höchste Stufe ihrer Entwicklung.

Bevor ich jedoch auf die Untersuchung eingehe, sei mir gestattet, Herrn Geheimrat WEISMANN meinen herzlichen Dank auszusprechen für die mannigfachen Anregungen, die er mir zuteilwerden ließ, und das lebhafteste Interesse, das er dem Verlaufe der Arbeit entgegenbrachte. Auch für die Überlassung des Untersuchungsmaterials bin ich ihm zu Dank verpflichtet. Herrn Privat-

dozent Dr. SCHLEIP sowie Herrn Dr. KÜHN danke ich manch wertvollen Rat.

Der auffälligste Teil des Duftorgans der Neotropiden, das Haarbüschel, ist schon lange bekannt und systematisch verwertet. HERRICH-SCHÄFFER erwähnt „einen Haarpinsel auf der Oberseite des Hinterflügels vorne an der Subcostalis“ und DOUBLEDAY „einen langen Fleck, der mit sehr langen, zarten Haaren besetzt ist“ bei *olyras*.

FRITZ MÜLLER (1877, 1881) konnte feststellen, daß das Borstenbüschel von *Dircenna xantho*, einer Neotropide, einen „nicht starken, angenehmen, etwas vanilleartigen Duft“ ausströmt, ferner daß vom Borstenbüschel von *Thyridia megisto* ein wahrnehmbarer Duft ausgeht. Nachdem es gelungen war, bei andern Arten mit ähnlichen Organen nachzuweisen, daß ein Duft von diesen ausgeht, nahm man an, daß ähnlich gebaute, von denen wir keinen Geruch wahrnehmen, dieselbe Funktion haben. Der Duft ist in diesen Fällen eben so schwach, daß unser Geruchsorgan nicht empfindlich genug ist, ihn wahrzunehmen; für die Insecten dagegen, mit ihren außerordentlich fein gebauten Sinnesorganen, dürfte das Secret in äußerst geringen Spuren zur Empfindung gelangen.

Material und Untersuchungsmethode. Die Untersuchung erstreckt sich auf folgende, von Dr. O. STAUDINGER & BANG-HAAS gelieferte und bestimmte Arten:

<i>Methona</i> HÜBN.	<i>themisto</i> HÜBN.	Süd-Brasilien
	<i>confusa</i> BUTTL.	Amazonenstrom
<i>Tithorea</i> DOUBL.	<i>pinthias</i> SALV. et GOD.	Chiriqui
	<i>cuparina</i> BUTTL. var.	
	<i>melanina</i>	Peru
	<i>neitha</i>	"
<i>Eutresis</i> DOUBL.	<i>hypercia</i> var. <i>theope</i>	Chiriqui
<i>Melinaea</i> HÜBN.	<i>egina</i> CRAM.	Oberer Amazonenstrom
<i>Mechanitis</i> FABR.	<i>polymnia</i> L.	"
	<i>doryssides</i> STGR.	Mittl. Amazonenstrom
	<i>doryssus</i> STGR. od. <i>veritabilis</i>	Chiriqui
	<i>olivencia</i> BATES	Olicença
	<i>huallaga</i> STGR. var.	
	<i>jurimaguensis</i>	Yurimaguas
	<i>elisa</i> GUÉR.	Bolovia
	<i>lycidice</i>	Peru
	<i>methone</i> HEW.	Bolivia
	<i>lysinnia</i> FABR.	Süd-Brasilien
<i>Thyridia</i> HÜBN.	<i>psidii</i> L.	Peru

<i>Ceratinia</i> HÜBN.	<i>barii</i>	Peru
	<i>cantobrica</i>	Bolivia
	<i>callanga</i>	Peru
	<i>daeta</i> BOISD.	Süd-Brasilien
	<i>euryanassa</i> FELD.	"
	<i>callispila</i>	Chiriqui
	<i>statilla</i>	Bolivia
	<i>eupompe</i> HÜBN.	Süd-Brasilien
<i>Callithomia</i> BATES	<i>hezia</i> HEW.	Chiriqui
<i>Heteroscada</i> SCHATZ	<i>gazoria</i> GODT.	Süd-Brasilien
<i>Scada</i> KIRB.	<i>teaphia</i> BATES	Manaos
<i>Napeogenes</i> BATES	<i>pharo</i> FELD.	Iquitos
	<i>tolosa</i> HEW.	Ucayali
<i>Dircenna</i> DOUBL.	<i>klugii</i> HÜBN.	Chiriqui
	<i>olyras</i> FELD. var.	
	<i>relata</i> BUTTL.	"
	<i>euchytma</i>	"
	<i>dero</i> HÜBN. var. <i>rhoeo</i>	Peru
	<i>epidero</i> BATES	Oberer Amazonenstrom
<i>Callolieria</i> S. et G.	<i>poecila</i> BATES	Chondrasuayo
	<i>selenides</i>	Oberer Amazonenstrom
	<i>hopfferi</i>	"
<i>Ithomia</i> HÜBN.	<i>heraldica</i>	Chiriqui
	<i>abendrothi</i>	Peru
	<i>agnosia</i> HEW.	"
<i>Miraleria</i> HAENSCH	<i>cymothoe</i> HEW.	Venezuela
<i>Leucothyris</i> BOISD.	<i>quintina</i>	Oberer Amazonenstrom
	<i>crispinella</i>	Cuzco
	<i>janarilla</i> HW.	Pachitea
<i>Episcada</i> S. et G.	<i>salvinia</i> BATES	Chiriqui
	<i>hymenaea</i>	Süd-Brasilien
	<i>hymen</i> STGR.	Bolivia
<i>Pteronymia</i> BUTTL. et DRUCE	<i>tigranes</i>	Chiriqui
	<i>asopo</i> var. <i>asellia</i>	Peru
	<i>dispar</i>	Chiriqui
	<i>antisao</i>	Oberer Amazonenstrom
<i>Aeria</i> HÜBN.	<i>olena</i> WEYM.	Süd-Brasilien
<i>Pseudoscada</i> G. et S.	<i>timna</i> HW.	Bolivia
<i>Hypoleria</i> S. et G.	<i>rhene</i>	Chiriqui
	<i>adasa</i>	Süd-Brasilien
<i>Hymenitis</i> HÜBN.	<i>andromica</i> HW.	Venezuela
	<i>zavaletta</i> HW.	Peru
	<i>gonussa</i> HW. var.	
	<i>zygia</i> G. et S.	Chiriqui
<i>Heterosais</i> S. et G.	<i>nephele</i> BATES	"

Die Tiere wurden in der Weise gespannt und getrocknet, daß das Duftorgan völlig frei lag. Die Untersuchung der Schuppenanordnung erfolgte mikroskopisch bei etwa 130facher Vergrößerung in reflektiertem Licht. Die Darstellung der Strukturverhältnisse der einzelnen Duftschuppen in Fig. 6—21 geschah in der Weise, wie sie sich in Luft eingebettet im durchfallenden Licht zeigen.

II. Lage des Duftorgans.

Das Duftorgan der Neotropiden liegt immer im Haftfeld des Hinterflügels und wird während des Fluges vom Vorderflügel gedeckt. Es schließt eines oder mehrere „Duftorgane“ in sich. Ein solches besteht:

1. aus einem Duftfeld oder -fleck, das ist ein vollständig in Duftschuppen umgewandelter Teil der Beschuppung;
2. aus einem langen Borstenbüschel, welches am Hinterrand des Duftfeldes steht und dieses überdeckt.

Die Duftorgane, welche nie unmittelbar an der Grenze des Flügels liegen, sondern von demselben immer durch eine mehr oder weniger breite Randzone getrennt bleiben, nehmen auf das Geäder bezogen, folgende Lage ein:

A. Zwischen Costa und Subcosta (*C* u. *SC* in den Figuren),

I. Es ist nur ein Duftorgan vorhanden. Dieses erstreckt sich, entweder:

1. über das ganze zwischen Costa und Subcosta gelegene Feld mit Ausnahme der in der Nähe des Flügelrandes gelegenen Teile (*Ceratinia*, *Mechanitis*, Fig. B1 u. F1), oder es beschränkt sich nur:

2. auf den mittlern und äußern Teil des Feldes (*Ithomia*, Fig. C1) oder

3. auf einen Streif längs der Subcostalader (*Leucothyris*).

II. Es sind zwei einfache Duftorgane innerhalb des zwischen Costa und Subcosta gelegenen Feldes vorhanden, wobei das eine gewöhnlich am Grund, das andere im distalen Teil des Haftfeldes liegt (*Tithorea*, *Melinaea*, *Eutresis*, Fig. A). Bei großer Ausdehnung können sie sich berühren; sie sind aber immer als einzelne Organe kenntlich an der verschiedenen Gestalt der Duftschuppen (*Melinaea* Taf. 37, Fig. 7 a u. b. *Eutresis*, *Miraleria*, Taf. 37, Fig. 12 a u. b und *Dircenna*, Taf. 37, Fig. 13 a u. b) und den meist getrennt bleibenden Borstenbüscheln, welche nur selten völlig zusammentreten.

B. Zwischen Subcosta und der obern Radialader oder, wenn diese fehlt, der untern Radialader (*SC*, *OR*, *UR* in den Figuren).

Das Duftorgan nimmt:

1. die ganze zwischen den beiden Adern gelegene Fläche (*Hypoleria rhene*, Fig. H1. *AD*, und *Hymenitis gonussa* var. *zygia*, Fig. G1) oder nur

2. den mittlern Teil ein (*Heterosais nephele*, Fig. J, *AD*), während der dem Rand genäherte Teil dagegen immer frei von Duftscluppen bleibt; jedoch kann sich das Duftfeld über die Subcostalader hinweg nach der Costa hin erstrecken und sich längs dieser weiter basalwärts ausdehnen (*Hypoleria rhene*, Fig. H *AD*).

III. Einflüsse des Duftorgans auf die Gestaltung des Flügels.

a. Aderverlauf.

Im Vergleich zu andern Rhopaloceren fällt die schmale und wechselnde Form der Hinterflügel bei den Neotropiden auf, womit das von der Norm abweichende Verhalten des Geäders in engem Zusammenhang steht. Dieses ist innerhalb der Familie solchen Schwankungen unterworfen, daß es fast ausschließlich die Gattungs- und Artmerkmale für die Imago liefert: selbst innerhalb der Art variiert es besonders im Vorderteil des Hinterflügels. Wie dieser, so scheinen vielfach die Adern besonders in ihrem basalen Teile zusammengeschoben. Davon sind aber nicht alle Teile des Flügels in gleicher Weise betroffen, sondern je nach der Art meist einer mehr als der andere und zwar folgende:

1. der Abstand von Costa und Subcosta;
2. der Abstand von Subcostal- und oberer Radialader und damit die Ausdehnung der obern Discoidalader;
3. der Abstand von der obern Radialader und der untern Radialader und damit die Ausdehnung der mittlern Discoidalader;
4. der Abstand der untern Radialader und des vordersten Medianaderastes, bzw. die Ausdehnung der untern Discoidalader.

Merkwürdig ist, daß die Schwankungen des Geäders in der angegebenen Weise nicht nur nach Arten verschieden sind, sondern

auch je nach dem Geschlecht, so daß sie zu einem Geschlechtsdimorphismus geführt haben, der sich vorzugsweise in der Umgebung des Duftorgans, d. h. in der Beschaffenheit des Hinterflügelvorderrandes, äußert. Während längs desselben beim Männchen ein breiter Streif der Flügelfläche im Fluge vom Vorderflügel gedeckt wird, ist dieser Teil beim Weibchen, das im Gegensatz zum Männchen an dieser Stelle kein Duftorgan enthält, sehr schmal. Die Unterschiede in der Flügelbeschaffenheit zwischen Männchen und Weibchen erstrecken sich:

A. auf die Flügelfläche, welche im männlichen Geschlecht, die Dufteinrichtung enthält, und die Adern, welche sie abgrenzen, ferner

B. auf die das Duftfeld rings umgebende Zone, welche während des Fluges vom hintern Teil des Vorderflügels überdeckt wird und den Abschluß des Duftfeldes während des Fluges gegen die Luft bewirkt.

A. Verhalten der Flügelflächen,
welche beim Männchen das Duftfeld enthalten,
in beiden Geschlechtern.

Costal- und Subcostalader (*C* und *SC* in den Figg.).

Costale und Subcostale zeigen sowohl von Gattung zu Gattung und vielfach auch von Art zu Art als auch in männlichem und

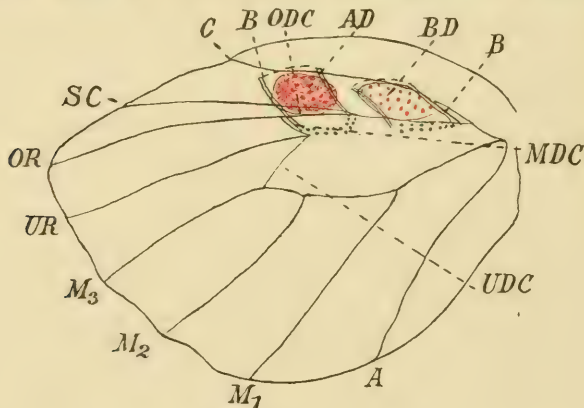


Fig. A.

Hinterflügel von *Tithorea cuparina* var. *melanina*. ♂.

BD basales, *AD* äußeres Duftfeld. *B* Borsten, von jedem Büschel nur 2 eingezeichnet, um Lage und Ausdehnung anzudeuten. *PC* Präcostalader. *C* Costalader. *SC* Subcostalader. *OR* obere, *UR* untere Radialader. *M*₁, *M*₂, *M*₃ Äste der Medianader. *A* Analader. *ODC* obere, *MDC* mittlere, *UDC* untere Discoalader.

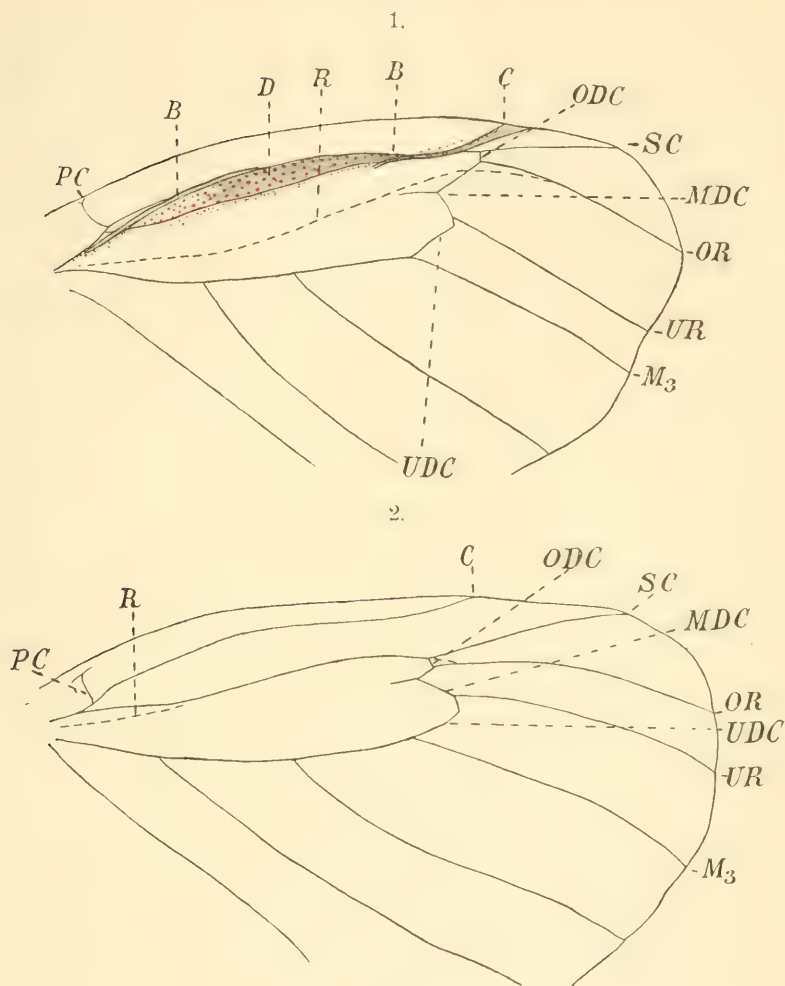


Fig. B.

Hinterflügel von *Ceratinia cantobrica*. 1 ♂, 2 ♀♀.

D Duftfeld in einer Falte. *R* hintere Grenze des Haftfeldes. Übrige Bezeichnung wie Fig. A. Schraffierte Stellen nach unten eingebuchtet.

weiblichem Geschlecht ein wechselndes Verhalten. Im Gegensatz zu den übrigen Rhopaloceren, wo diese Adern meist ein breites Feld zwischen sich einfassen, verlaufen sie bei den Neotropiden in verschiedenem Abstand voneinander. Sie sind sich hier vielfach genähert, und wir können insbesondere beim Weibchen alle Stufen des Zusammenrückens verfolgen. Während bei *Tithorea cuparina*

var. melanina ihr Abstand am größten und in beiden Geschlechtern noch gleich ist (Fig. A) und bei *Ceratinia cantabrica* ♀ und *Ithomia abendrothi* ♀ die Adern ebenfalls noch vom Grund an getrennt sind (Fig. B2 und C2), findet bei den folgenden Formen von der Basis des Flügels aus eine fortschreitende Annäherung statt, indem bei *Pteronymia tigranes* ♀ Costa und Subcosta am Grund eine Strecke weit zusammentreten (Fig. D2), welche bei *Hymenitis gonussa* *var. zygia* größer (Fig. G2) und bei *Mechanitis* ♀ schließlich so bedeutend wird, daß Costa und Subcosta zum größten Teil ihrer Ausdehnung nicht nur zusammenrücken, sondern miteinander verwachsen (Fig. F2).

Wie verhält sich dem gegenüber das Männchen? *Tithorea* ist die einzige Gattung, bei welcher das Geäder in beiden Geschlechtern völlig übereinstimmt, also auch in bezug auf Costa und Subcosta, während in allen übrigen Gattungen sich die Adern, in deren Bereich immer mindestens ein Duftorgan liegt, beim Männchen anders verhalten als beim Weibchen. Allgemein läßt sich für jenes feststellen, daß Costa und Subcosta immer einem Duftfeld in dem zwischen ihnen gelegenen Feld Raum bieten. Dementsprechend gilt für alle Arten, bei welchen diese Adern im weiblichen Geschlecht sehr nahe zusammengedrängt oder verwachsen sind, daß sie beim Männchen entweder in ihrem ganzen Verlauf oder doch auf die Strecke, auf welche sich das Duftfeld erstreckt, auseinander bleiben.

Beim Weibchen von *Eutresis* und *Melinaca* liegen Costa und Subcosta noch weit auseinander, jedoch erreicht erstere den Vorder- rand früher als beim Männchen, wo beide einen ovalen Duftfleck und ein größeres Duftfeld in ihrem Bereich haben und deshalb in bedeutender Entfernung voneinander verlaufen. Sind Costa und Subcosta beim weiblichen Geschlecht zum größten Teil miteinander verwachsen, so daß nur noch eine kurze Strecke der erstern gegen das Ende zu frei bleibt, wie bei *Mechanitis doryssides* (Fig. F2) und *Scada teaphia*, so sind die beiden Adern beim männlichen von der Nähe des Grundes an getrennt und verlaufen nahezu parallel in geringem Abstand voneinander, ein Duftfeld von eigenartiger Beschuppung seitlich abgrenzend, nach dem Vorderrand (Fig. F1). Arten, bei welchen die in Rede stehenden Adern beim Weibchen am Grund ein Stück weit dicht nebeneinander herlaufen, zeigen an dieser Stelle keine wesentliche Abweichung im männlichen Geschlecht, wenn sich das Duftfeld im äußern Teil des Flügels befindet; dagegen

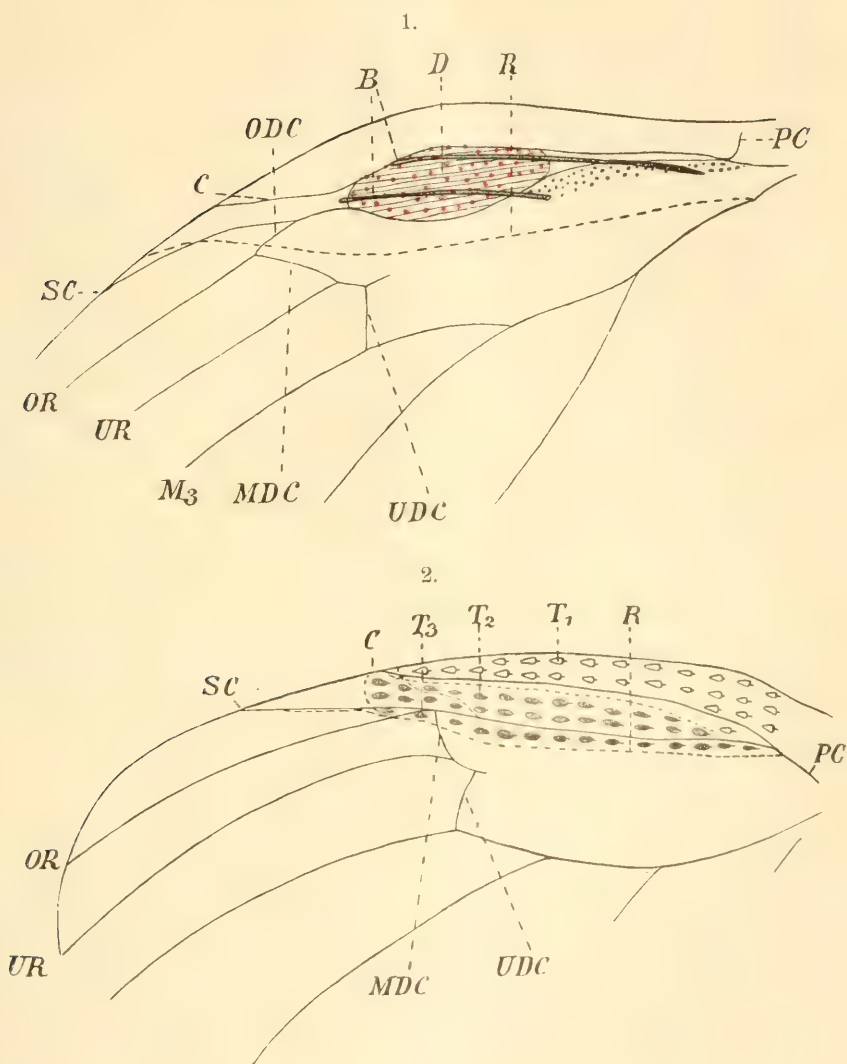


Fig. C.

Hinterflügel von *Ithomia abendrothi*. 1 ♂, 2 ♀♀.Bezeichnung wie Fig. A u. B. T₁, T₂, T₃ Schuppen vom Typ 1, 2, 3.

ist dann der beim Männchen das Duftfeld bergende äußere Teil bei letzterm meist besser entwickelt (*Pteronymia tigranes*, Fig. D1 u. 2 *Napeogenes pharo*). Liegt das Duftorgan mehr nach dem Körper hin, dann gehen Costale und Subcostale im männlichen Geschlecht schon

in der Nähe der Flügelbasis auseinander, im Gegensatz zum Weibchen, wo sie eine größere Strecke weit nebeneinander herlaufen, um sich erst ungefähr in der Mitte des Haftfeldes zu trennen (*Dircenna klugii*, Fig. E1 u. 2, *Hymenitis gonussa* var. *zygia*, Fig. G1 u. 2).

Bei *Ceratinia cantobrica* sind Costal- und Subcostalader in den äußern Teilen des Flügels beim Weibchen weiter voneinander entfernt als beim Männchen; zwischen beiden Adern ist hier die Flügelmembran nach unten eingefaltet und zwar dort am tiefsten, wo sich die Adern am nächsten sind (Fig. B1 u. 2).

Während im weiblichen Geschlecht von *Ithomia abendrothi* Costa und Subcosta schon in der Nähe der Abzweigungsstelle der Präcosta (PC) auseinandergehen und dann in wenig wechselndem Abstand nach dem Vorderrand verlaufen, haben sie sich dagegen beim Männchen sowohl in der Nähe der Basis als auch im äußern Teil des Flügels mit Ausnahme der breiten Zone, welche das Duftfeld enthält, genähert (Fig. C1 u. 2).

Fast allgemein ist die Entfernung von Costa und Subcosta in der Nähe des Flügelrandes beim Männchen geringer, wobei die Verminderung des Abstandes soweit gehen kann, daß sich das Ende der Costa der Subcosta völlig nähert und verkümmert (*Hymenitis gonussa* var. *zygia*, Fig. G1 u. 2, *Hypoleria rhene*, Fig. H, *Heterosais nephele*, Fig. J).

Subcostalader und obere bzw. untere Radialader (SC, OR, UR in den Figg.).

Auch dort, wo zwischen diesen Adern ein Duftorgan auftritt, haben sie sich in ihrem Verlauf diesem angepaßt und zwar auch in der Weise, daß sie es möglichst vollständig umschließen. Während beim Weibchen Subcostale und obere Radialader nach dem Außenrande hin gewöhnlich divergieren, nähert sich diese im männlichen Geschlecht der Subcostalader in dem Maße, daß sie letztere schon an der äußern Grenze des Duftfeldes erreicht und weiterhin neben ihr verkümmert (*Hymenitis gonussa* var. *zygia*, Fig. G1 u. 2, *Hypoleria rhene*, Fig. H).

Bei *Heterosais nephele* sind die Verhältnisse etwas anders. An der Stelle, an welcher der Duftstreif liegt, vollführt die Subcostalader eine Wölbung nach hinten, die untere Radialader, welche mit der obern völlig verwachsen ist, so daß es den Anschein hat, als ob eine der beiden Adern fehle, eine Krümmung nach vorn, wodurch sich beide dem Duftfeld stark nähern, was wohl für die Ernährung des

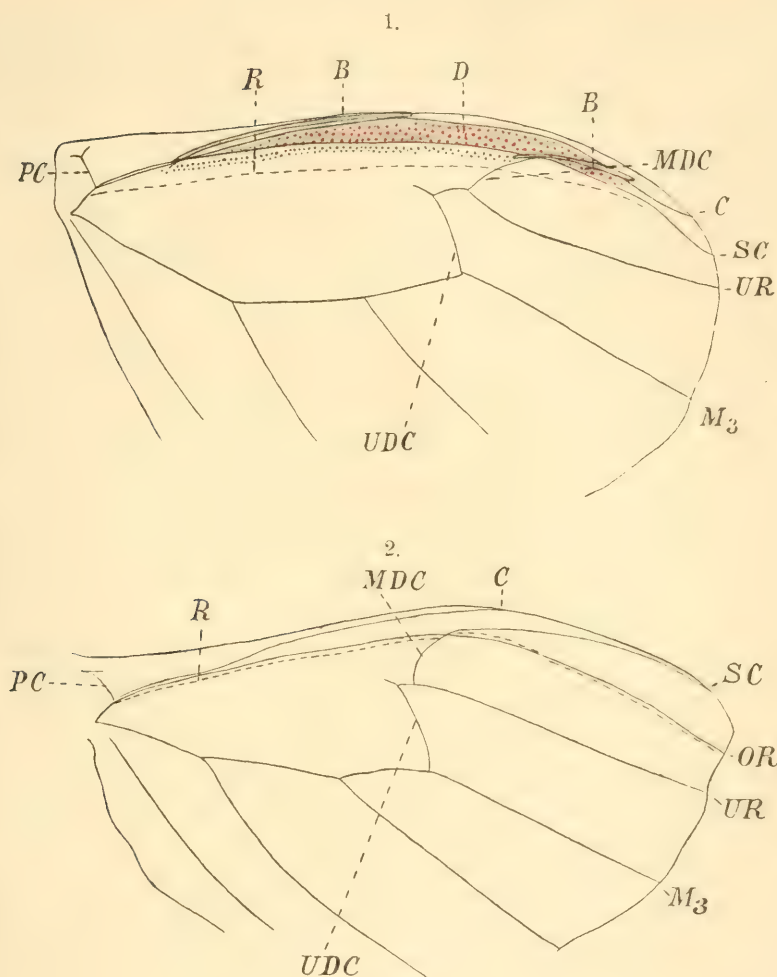


Fig. D.

Hinterflügel von *Pteronymia tigranes*. 1 ♂, 2 ♀♀.
 D Duftfeld in einer Rinne. Bezeichnung wie Fig. B u. A.

Organs seine Bedeutung hat, da die Adern die Tracheen und Blutbahnen enthalten (Fig. J).

B. Die das Duftfeld umgebende Zone.

Außer den Unterschieden, die das Geäder bei Männchen und Weibchen aufweist, um den Raum zwischen Costa und Subcosta, bzw. zwischen dieser und der oberen Radialader für die Aufnahme

des Duftfeldes geeignet zu machen, wird um die Duftfelder herum, vor wie hinter denselben, eine Zone gebildet, welche von dem Vorderflügel während des Fluges gedeckt wird und durch ihre Breite einen guten Abschluß des Duftorgans herbeiführt. Dieser das Duftfeld umgebende Teil des Haftfeldes kommt in folgender Weise zustande:

Das zwischen Vorderrand und der das Duftfeld gewöhnlich nach vorn abgrenzenden Costa gelegene Feld ist sowohl nach vorn wie außen vielfach stark verbreitert (Fig. B1, C1, E1, F1). Deshalb findet man bei vielen Männchen der Neotropiden den „hochgewölbten“ Vorderrand, während er beim Weibchen gewöhnlich nur „schwach gewölbt“ ist. Er stimmt bei jenem größtenteils in seinem Verlauf mit dem der Subcosta überein; vollführt sie eine Krümmung nach vorn, so macht er sie bis zu einem gewissen Grade mit (*Ithomia abendrothi*, Fig. C1), verläuft sie dagegen mehr gerade, so ist seine Wölbung gering (*Mechanitis doryssides*, Fig. F1).

Die hinter dem Duftfeld auftretende Zone des Haftfeldes umfaßt beim Männchen noch einen größern Teil des Discoidalfeldes, welches hier durchweg breiter ausgebildet ist als im weiblichen Geschlecht. Diese Erscheinung kommt im Verlauf der Subcosta in der Weise zum Ausdruck, daß sich diese im Vergleich zur Medianader, welche selten in einem Geschlecht sich anders verhält als im andern, mehr nach vorn zieht und im äußern Teil des Flügels entweder ihre Richtung in der Hauptsache beibehält oder sich nach hinten wendet, wodurch Costa, Duftfeld und Rand im Vergleich zum Weibchen nach vorn gedrängt erscheinen (*Dircenna klugii* Fig. E1 u. 2).

Die Verschiedenheit in der Breite der Mittelzelle (des Discoidalfeldes) hat zur Folge, daß die Gesamtausdehnung der Discoidaladern oder der Abstand des vordersten Astes der Mediana (M_3) und der Subcosta (SC) beim Männchen größer ist als beim Weibchen. Wendet sich die letztere im äußern Teil des Flügels nach hinten, so ist der Unterschied geringer, da sie die obere Discoidalader fast an derselben Stelle erreicht wie beim Weibchen (*Dircenna klugii*, Fig. E1 und 2). Wo dagegen das Discoidalfeld nicht nur in seinem basalen Teil breiter ist, sondern auch im äußern, so daß die Subcosta auf die Medianader bezogen in diesem Flügelteil weiter vorn verläuft als dort, erhalten die Discoidaladern relativ eine größere Ausdehnung und zwar in der Weise, daß der vor der Winkelspitze der mittlern oder untern Discoidalader und ihrer rücklaufenden Ader gelegene Teil des Discoidal-

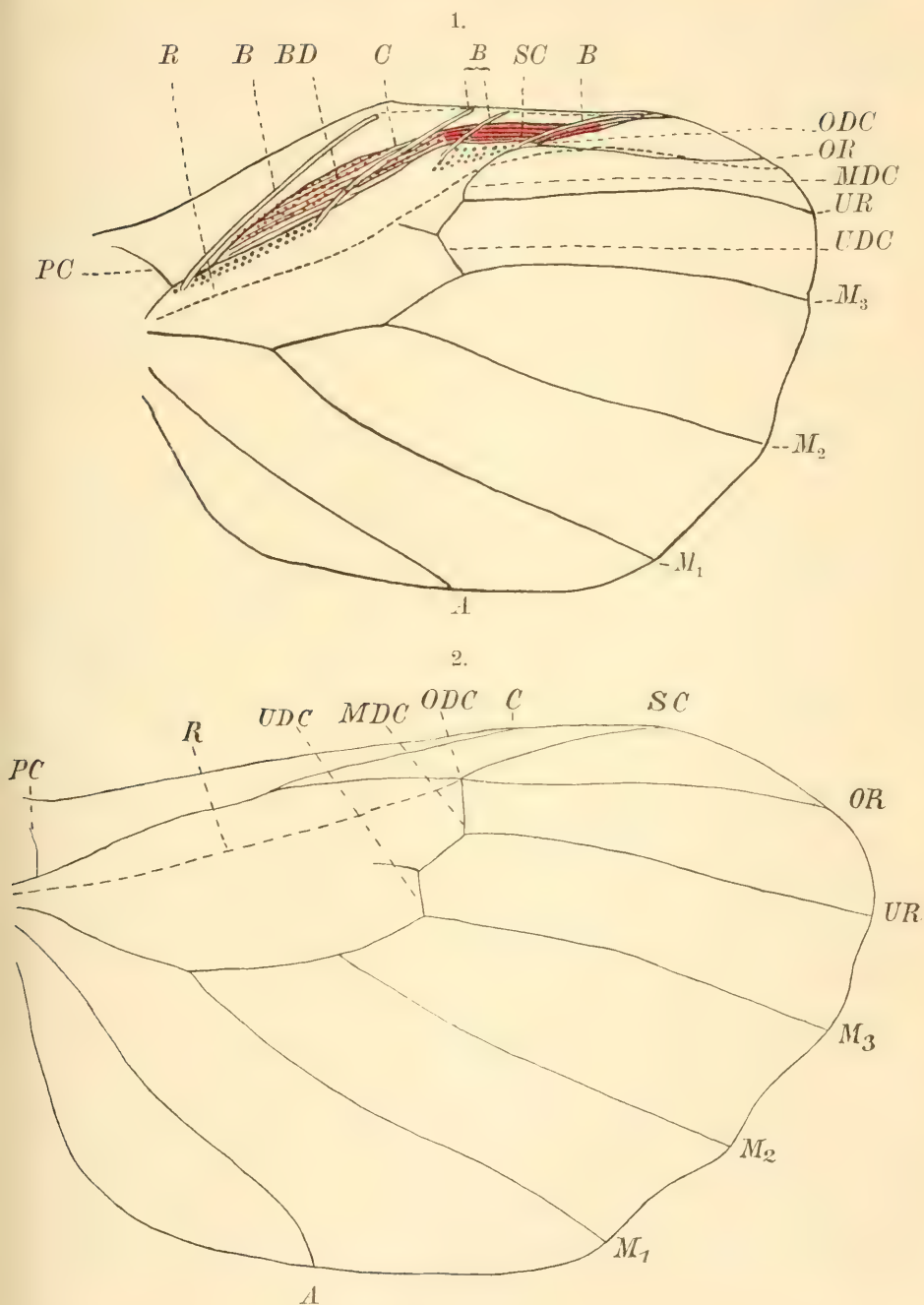


Fig. E.

Hinterflügel von *Dircenna klugii*. 1 ♂, 2 ♀♀. Bezeichnung wie bei Fig. A u. B.

feldes den größten Unterschieden unterworfen ist (*Ceratinia cantobrica*, Fig. B1 u. 2). Außerdem liegt die Vereinigungsstelle der obern Discoidalader und der Subcosta beim Männchen weit näher dem Außenrand als beim Weibchen, so daß auch aus diesem Grunde die Gesamtausdehnung der Discoidaladern größer wird. Dementsprechend sind im männlichen Geschlecht besonders die Teile der letztern lang, welche schräg nach vorn und außen gerichtet sind.

An der Überbrückung des Abstandes von Subcosta und Medianader sind die einzelnen Discoidaladern sowohl innerhalb der Gattungen als auch in den beiden Geschlechtern in verschiedenem Maße beteiligt. Im Folgenden soll das Verhalten dieser Adern an einigen Beispielen erläutert werden.

Obere Discoidalader (ODC in den Figg.).

Die obere Discoidalader hat fast durchweg im männlichen Geschlecht eine größere Ausdehnung als im weiblichen, wo sie meist sehr kurz ist und ganz verschwinden kann. Dabei treten Subcostale und obere Radialader an der Stelle, an welcher die obere Discoidalader auftreten sollte, zusammen und können noch eine Strecke weit verschmelzen (*Mechanitis doryssides*, Fig. F2). Während bei *Ceratinia cantobrica* und bei *Dircenna klugii*, wo in beiden Geschlechtern die Ader stark verkürzt ist (Fig. E1 u. 2), der Unterschied noch gering, aber immerhin vorhanden ist (Fig. B1 u. 2), tritt dagegen bei *Ithomia abendrothi* die verschiedenartige Ausbildung der obern Discoidalader bei Männchen und Weibchen stark hervor (Fig. C1 u. 2). In besonderm Maße ist das natürlich der Fall, wo das Männchen in dem zwischen dieser Ader, der Subcostalis und der obern Radialader gelegenen Feld ein Duftorgan aufweist, wie *Hymenitis gonussa* var. *zygia* in Fig. G1 u. 2 zeigt, wo im männlichen Geschlecht die obere Discoidalader teilweise auf Kosten der mittlern und untern besonders lang ausgebildet ist.

Mittlere Discoidalader (MDC in den Figg.).

Weniger deutlich und häufig zeigt sich der Geschlechtsdimorphismus im Verhalten der mittlern Discoidalader, wobei sich ein verschiedenartiges Verhalten hauptsächlich auch darin äußert, daß die Ader im männlichen Geschlecht länger ist als im weiblichen, ein Umstand, welcher hauptsächlich dort in Erscheinung tritt, wo die obere Discoidalader nur geringe oder gar keine Längenunterschiede aufweist oder sich in beiden Geschlechtern dermaßen verkürzt, daß

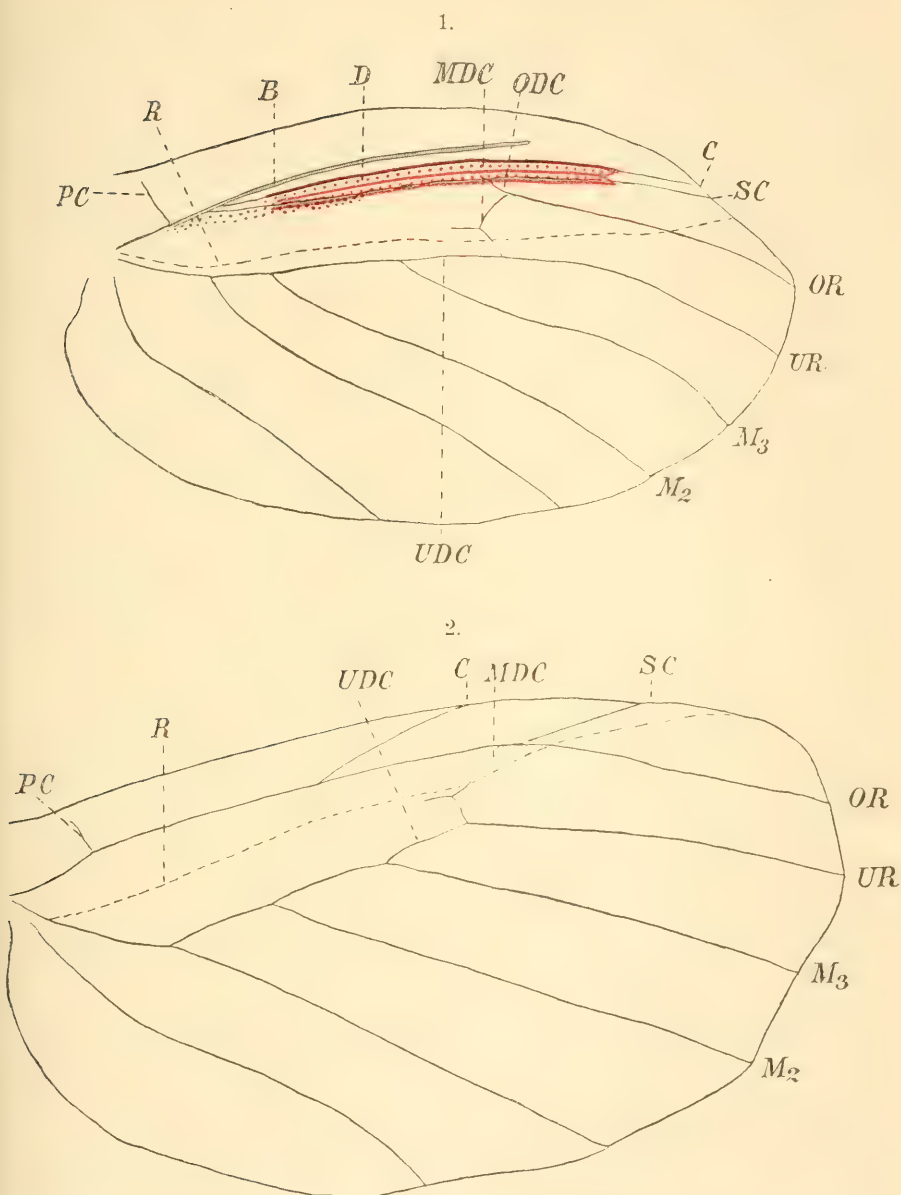


Fig. F.

Hinterflügel von *Mechanitis doryssides*. 1 ♂, 2 ♀♀.

Bezeichnung wie in Fig. A u. B.

Subcosta und obere Radialader an ihrem Grund zusammentreten. So wird bei *Pteronymia tigranes* (Fig. D1 u. 2), bei welcher die obere Discoidalader und im männlichen Geschlecht die obere Radialader noch dazu vollständig verschwunden ist, und *Dircenna klugii* (Fig. E1 u. 2) der Unterschied in der Breite des Discoidalfeldes vorwiegend durch die beim Männchen länger ausgebildete mittlere Discoidalader herbeigeführt. Der Breitenunterschied der Mittelzelle von *Ithomia abendrothi* (Fig. C1 u. 2) kommt hauptsächlich durch Verkürzung der obern und in zweiter Linie durch kürzere Gestaltung der mittlern Discoidalader zustande. Bei *Ceratinia cantabrica*, die eine gewinkelte mittlere Discoidalader hat (Fig. B1 u. 2), fällt der vordere Ast durch seine bedeutendere Länge beim Männchen in besonderm Maße auf, während die obere Discoidalader in beiden Geschlechtern gleich ausgebildet ist und die untere nur geringe Unterschiede aufweist. *Mechanitis doryssides* scheint insofern eine Ausnahme zu machen (Fig. F1 u. 2), als die mittlere Discoidalader beim Weibchen länger ausgebildet ist als beim Männchen; demgegenüber ist die Differenz in der Länge der obern Discoidalader so bedeutend, daß jener Umstand den Breitenunterschied des Discoidalfeldes zwischen Männchen und Weibchen nicht aufzuheben vermag.

Untere Discoidalader (UDC in den Figg.).

Die meist gewinkelte untere Discoidalader, welche nur in wenigen Fällen beim Männchen länger ist als beim Weibchen, zeigt einen Unterschied, wenn er überhaupt vorhanden ist, im vordern, meist nach außen gerichteten Winkelast, welcher durch seine längere Ausbildung beim Männchen neben der Verbreiterung eine größere Ausdehnung des Discoidalfeldes sowohl nach vorn als auch nach außen hin bewirkt (*Pteronymia tigranes* (Fig. D1 u. 2), während gewöhnlich der nach hinten gewandte Ast und die Medianader in ihren Ausdehnungsverhältnissen in beiden Geschlechtern übereinstimmen. In einigen Fällen (*Heteroscada gazoria* und *Hymenitis gonussa* var. *zygia*, Fig. G1 u. 2) verhält sich die Ader gerade umgekehrt, wie man erwarten sollte; sie ist beim Männchen kürzer als beim Weibchen. Die Mittelzelle bewahrt aber ihren Breitenunterschied trotzdem, da die andern Discoidaladern zusammen beim Weibchen in dem Maße verkürzt sind, daß ihre geringere Ausdehnung durch die untere nicht ausgeglichen wird.

Aus diesen Ausführungen läßt sich folgendes für die Neotropiden allgemein gültiges feststellen:

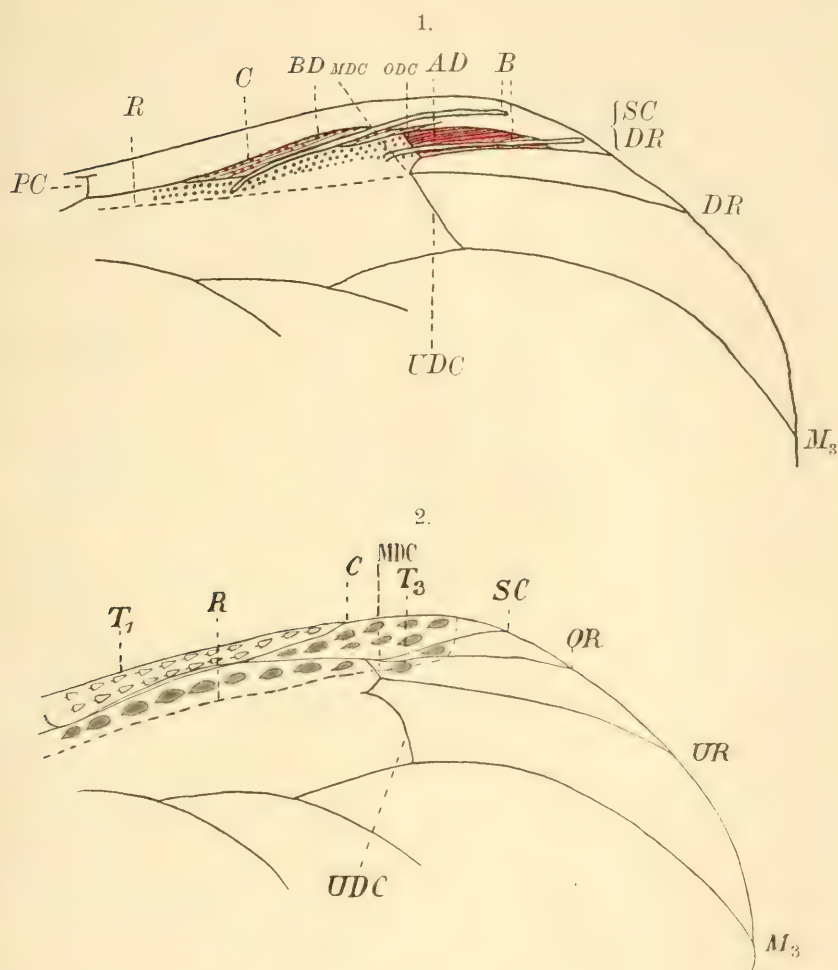


Fig. G.

Hinterflügel von *Hymenitis gonassa* var. *zygia*. 1 ♂, 2 ♀♀.

Bezeichnung wie Fig. A, B u. C.

1. Costal- und Subcostalader verlaufen in den einzelnen Gattungen im weiblichen Geschlecht in verschiedener Entfernung voneinander. Wir finden alle Stufen derselben bis zu dem Nebeneinanderlaufen und Verschmelzung beider.

2. Männchen und Weibchen stimmen nur in wenigen Fällen im Verlauf von Costa und Subcosta überein. Meistens ziehen sie beim Weibchen näher und auf größere Strecken nebeneinander her.

In einigen Fällen dagegen haben sie sich basal- und distalwärts vom Duftfeld beim Männchen genähert.

3. Der vordere Teil des Hinterflügels ist beim Männchen breiter als beim Weibchen, indem bei erstem außer der größer ausgebildeten Fläche, welche das Duftorgan enthält, die unmittelbar vor und hinter derselben gelegenen Teile des Flügels, also das zwischen Costa und Vorderrand gelegene Feld und der vordere Teil der Mittelzelle häufig breiter ausgebildet sind, so daß um das Duftfeld herum eine mehr oder weniger breite Randzone vorhanden ist, welche wie jenes während des Fluges vom Vorderflügel gedeckt wird.

4. Die Verbreiterung des vordern Teils des Flügels äußert sich im Geäder darin, daß die Subcostale sich entweder nach vorn wölbt oder auf die Medianader bezogen mehr in dieser Richtung verschoben erscheint und hieraus eine Verbreiterung des Discoidalfeldes resultiert. Das führt zu einer größern Gesamtausdehnung der Discoidaladern, an welcher sie einzeln von Art zu Art verschiedenen Anteil haben.

5. Am häufigsten entfällt der wesentliche Unterschied auf die obere Discoidalader.

6. Mittlere und untere Discoidalader weisen wohl auch Verschiedenheiten auf, aber der Abstand der Strecken, welche sie überbrücken, ist beim Männchen nur in geringem Grade vom Weibchen verschieden.

7. Die untere Discoidalader zeigt in manchen Fällen gerade das umgekehrte Verhalten, wie man erwarten sollte, sie ist beim Männchen kürzer als beim Weibchen; trotzdem ist das Discoidalfeld dort breiter, weil die untere Discoidalader den durch das Verhalten der übrigen Discoidaladern bedingten Längenunterschied derselben zwischen Männchen und Weibchen nicht auszugleichen vermag.

8. Da vielfach Discoidaladern, welche schräg nach vorn und außen gerichtet sind, im weiblichen Geschlecht kürzer sind, liegen hier besonders die nach vorn auf den Winkel folgenden Adern mehr basal als beim Männchen und bewirken dadurch nicht nur eine Verschmälerung des Discoidalfeldes, sondern auch eine Verkürzung desselben.

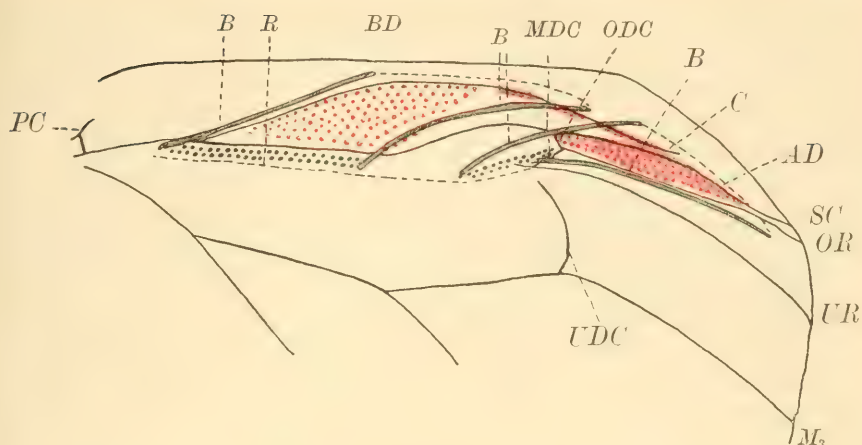


Fig. H.

Hinterflügel von *Hypoleria rhene*. ♂. Bezeichnung wie Fig. A.

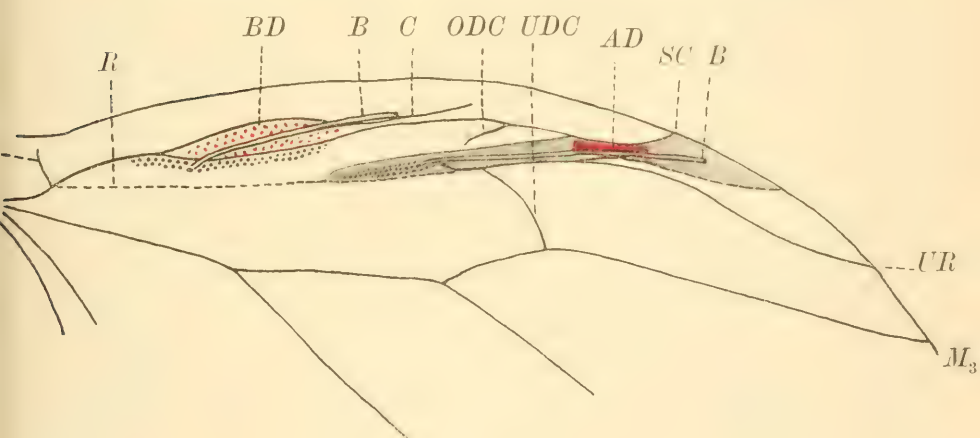


Fig. J.

Hinterflügel von *Heterosais nephele*. ♂. Bezeichnung wie Fig. A.

b) Ausbuchtungen in der Flügelfläche
(in den Figg. durch schwarze Schraffierung angedeutet).

Das Auftreten des Duftorgans hat vielfach zu Vertiefungen und Ausbuchtungen der Flügelfläche zur Aufnahme des Duftfeldes Anlaß gegeben. Die Neotropiden zeigen in dieser Hinsicht ein ähnliches Verhalten wie eine Anzahl von HAASE auf ihre Duftorgane unter-

suchte indo-australische Schmetterlinge, z. B. Morphiden, welche an derselben Stelle wie die Neotropiden ähnliche Dufteinrichtungen mit Borstenbüscheln und Vertiefungen besitzen. Wir können bei diesen verschiedene Arten von Ausbuchtungen der Flügelfläche unterscheiden, welche durch Übergänge miteinander verbunden sind:

1. Napfartige Vertiefungen können vorhanden sein, ohne daß sie auf der beschuppten Oberfläche zum Ausdruck kommen: denn die darin stehenden Duftschuppen sind so groß und so dicht aufeinander gepakt, daß sie die Vertiefung völlig ausfüllen (basaler Duftfleck von *Tithorea*, *Eutresis* und *Melinaea*).

2. Eine größere und bedeutendere Vertiefung von mehr oder weniger breiter ovaler Form, welche HAASE (1888) als „Napf“ und SCHATZ (1892) als „napfartige Mulde“ bezeichnet, tritt bei einer Gruppe (*Ithomia*) in der Mitte des Haftfeldes auf. Sie kann, wenn man das Borstenbüschel beiseite schiebt, leicht mit unbewaffnetem Auge wahrgenommen werden, da ihr Grund dicht mit weißen Duftschuppen besetzt ist.

3. Rinnen entstehen, wenn sich zwischen Costa und Subcosta eine schmale Vertiefung bis in die Nähe des Grundes und des Außenrandes ausdehnt (*Pteronymia*, *Dircenna* und *Calloleria*). Selten ist der basale Teil breit, napfförmig und verengt sich zu einer schmalen Rinne, welche sich bis in die Nähe des Randes erstreckt (*Miraleria cymothoe*). Wo 2 Duftorgane vorhanden sind, kann jedes in einer schwachen, napfartigen Vertiefung liegen, wobei die äußere immer flacher ist und ganz fehlen kann (*Hypoleria*).

4. Falten bilden sich im äußern Teil des Flügels, wenn die Ränder der Vertiefung eine Strecke weit eng zusammenschließen. Nach dem Rande und dem Grunde hin wird die Vertiefung flacher und verschwindet vollständig (*Ceratinia*, Fig. B1, *Napeogenes*).

5. Die Rinne oder Falte beschränkt sich nicht nur auf das zwischen Costa und Subcosta gelegene Feld. Bei *Hymenitis*, Fig. G z. B., beginnt sie in diesem am Grunde des Flügels, erstreckt sich aber dann über den äußern Teil der Subcostalader hinweg über die zwischen dieser und der obern Radialader gelegene Zelle bis in die Nähe des Flügelrandes.

Bei *Heterosais nephele* (Fig. J) zieht die Vertiefung nicht mehr zwischen Costa und Subcosta hindurch, sondern beginnt flach im Discoidalfeld an der Stelle, an welcher das Büschel ihres Duftfeldes steht, vertieft sich, geht über die teilweise verkümmerte Discoidalader hinweg und setzt sich längs der Subcosta, von welcher sie in

ihrer Richtung abgelenkt wird, allmählich breiter und flacher werdend, nach dem Außenrand hin fort.

IV. Beschuppung des Hinterflügelhauffeldes beim Weibchen.

Bevor wir auf die Art der Beschuppung des Hauffeldes bei dieser Familie näher eingehen, sei auf einige allgemeine Merkmale derselben hingewiesen, welche R. SCHNEIDER (1878) in folgender Weise zusammenfaßt: „Die Cellula suprema (das Hauffeld) der Hinterflügel zeigt die eigentümlichen asymmetrischen Schuppen bei Rhopaloceren schief genagelt, bei Heteroceren schief gerandet, die dann in symmetrische aber noch fortsatzlose Schuppen übergehen, welche letztere sich auf der Area basalis immer, auf der Area intima teilweise erhalten, diese gehen dann auf der Area media wieder in normale Schuppen über, die sich auf der Area limbalis völlig wie die der Vorderflügel stellen.“

Die Asymmetrie ist dadurch bedingt, daß der untere Ausschnitt, der Sinus, nicht in der Mitte der beiden gleichmäßig entfalteten Hälften, sondern seitwärts liegt und dadurch ein Überwiegen der einen Seite zugleich nach außen und nach unten eintritt. Infolgedessen erscheint die Schuppe schief am Stiele sitzend; sie ist „schief genagelt“. Die Schuppe kann mehr in die Breite oder mehr in die Länge entwickelt sein, indes ist bei Rhopaloceren im allgemeinen die Breitenentfaltung eine verhältnismäßig starke.

Die für die Rhopaloceren erwähnten Eigenschaften der Hauffeldbeschuppung gelten auch für die Neotropidenweibchen. Die Asymmetrie ist an den Schuppen des Hinterflügels am stärksten aus-

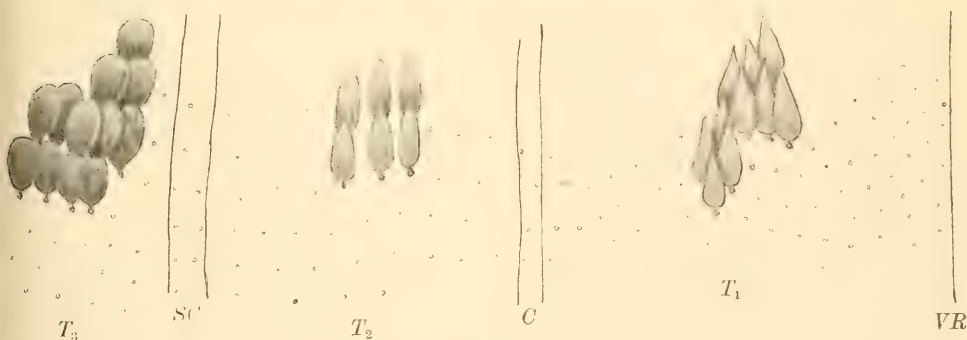


Fig. K.

Hinterflügelhauffeld von *Dircenna abendrothi*. ♀.

VR Vorderrand des Flügels. C Costalader. SC Subcostalader.

T₁, T₂, T₃ Schuppen vom Typ 1, 2, 3.

geprägt, welche in der Nähe des Innenrandes und der Flügelbasis stehen (Typ 1, T_1 in Fig. K, L und M1). Sie haben mit Ausnahme weniger Formen, wo sich besonders längs der äußern Hälfte des Vorderrandes Schuppen finden, welche an die Randschuppen erinnern, fast überall an ihrem meist gerundeten Grunde die größte Seitenausdehnung und können einen Sinus aufweisen. Distalwärts verjüngt sich die Schuppenfläche und kann stumpf oder spitz enden (Fig. K u. L). Ihre seitliche Begrenzung ist meist konvex, selten auf der einen Seite konvex und auf der andern konkav (*Tithorea*) oder auf beiden Seiten ein Stück weit konkav. Der starke Stiel schnürt sich in der Nähe des basalen Endes meist ein zur Aufnahme des Haftbandes der Alveole. Im übrigen sind die Schuppen wie die normalen gebaut. Nach dem hintern und äußern Rand des Haftfeldes werden sie nach ihrem distalen Ende zu breiter und nähern sich zunächst einer ovalen Form (Typ 2, T_2 in Fig. K. u. L, ferner Fig. M2) und gehen schließlich, indem sie breiter werden, in eine nahezu kreisrunde über, um weiterhin ihre größte Breitenausdehnung, welche die Längsausdehnung überragen kann, in ihrer distalen Hälfte zu erlangen (Typ. 3, T_3 in Fig. K u. L; Fig. M3). Sie erreichen große Ähnlichkeit mit den Grundschruppen und gehen in jene über, indem sich der distale Rand kerbt und zwischen je 2 Schuppen dieser Art Deckschruppen auftreten, welche zunächst gewöhnlich noch einen gerundeten Rand haben, aber dann rasch ihre für die Art charakteristische Form annehmen.

Verfolgen wir die Schuppen des Haftfeldes von der Basis nach außen, so besitzen die unsymmetrischen Schuppen (Typ 1) am Grunde

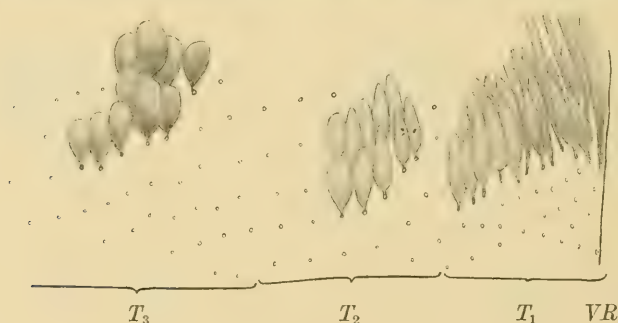


Fig. L.

Hinterflügelhaftfeld von *Hymenitis gonussa* var. *zygia*. ♀.

Zeichenerklärung wie Fig. K.

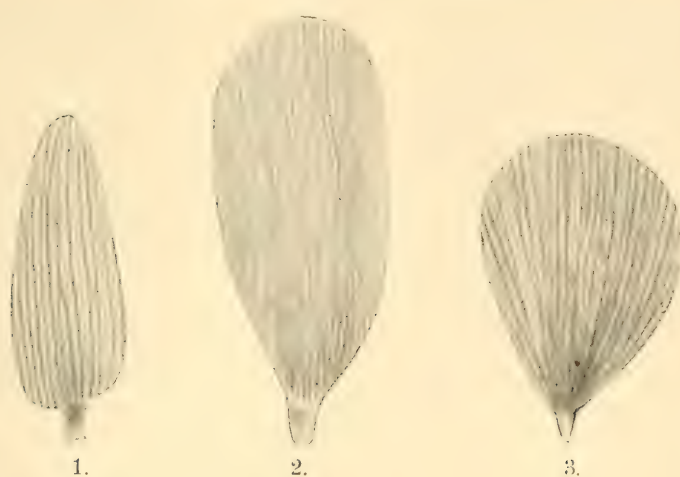


Fig. M.

Schuppenformen des Haftfeldes von *Hymenitis gonussa* var. *zygia*.

1. Typ 1. 2. Typ 2. 3. Typ 3.

des Flügels die größte seitliche Verbreitung. Sie umfassen das ganze zwischen der verschmolzenen Costa und Subcosta und dem Vorderrand gelegene Feld (Fig. C2 S. 613 u. C2 S. 621). Die runden Schuppen (Fig. C2 S. 613) beschränken sich dagegen meist auf einen schmalen Streif hinter der Subcosta. In demselben Maße, wie die seitliche Ausdehnung des Haftfeldes nach außen hin zunimmt, entfalten sich die breiten runden Schuppen vom Typ 3, wie auch die Übergangsformen (Typ 2). Sie begnügen sich bald nicht mehr mit dem Raum, der ihnen hinter der Subcosta geboten ist, sie überschreiten diese, drängen die spitzen Schuppen der ersten Zone mehr und mehr zurück und erreichen im äußern Teil des Flügels den Vorderrand. Wo die Verdrängung der Schuppen der ersten Zone stattfindet und in welchem Maße dies erfolgt, ist verschieden je nach der Art. Bei *Ithomia abendrothi* (Fig. C2 S. 613) reicht sie fast bis zum Ende der Costalader im Vorderrand, in andern Fällen (*Pteronymia tigranes*) endet sie schon in seiner basalen Hälfte. In den äußern Teilen tritt dann auch die 2. Zone zurück, ebenso die 3.: schließlich treten nur noch normale Grund- und Deckschuppen auf.

Wo die Flügel durchsichtig werden, hat dieser Prozeß, welcher nach POULTON (1898) die breiten Schuppen in Yförmige, die schmalen in einfache Haare umwandelt, die Deckschuppen in letztere,

die Grundschruppen dagegen in Yförmige Gebilde umgestaltet, was sich an den Übergängen von den Schuppen der undurchsichtigen Flügelstellen, wo Grund- und Deckschruppen meist auch schon verändert, aber noch erkennbar sind, feststellen läßt. Die Form der Schuppen wird dabei in den einzelnen Gruppen auf verschiedene Weise erreicht. Die gelben durchsichtigen Grundschruppen, welche bei *Tithorea* noch normal vorhanden sind, werden kleiner und krümmen sich bei *Melinaea* derart in der Mitte, daß ihr distaler Teil nahezu senkrecht zur Flügelfläche steht. Die gabelsförmige Gestalt der Grundschruppen wird in verschiedener Weise erreicht. Bei *Eutresis* und *Aeria* bildet die Grundschruppe in der Mitte des äußern Randes einen Einschnitt, welcher tiefer wird und die kleiner werdende Schuppe bis zum Grunde teilt, wodurch der Eindruck erweckt wird, als stehen in einer Alveole zwei Schüppchen. Bei *Hymenitis* und den meisten übrigen Formen erhält die Schuppe dadurch, daß 2 Kerben, welche in der normalen Grundschruppe meist schon vorhanden sind, tiefer werden, 3 Fortsätze, von denen der mittlere mehr und mehr zurücktritt und schließlich völlig schwindet und die Yförmige Gestalt erreicht wird. Die Deckschruppen bilden sich in der Weise um, daß sie ihr distales Ende nach oben oder nach unten krümmen — letzteres ist der Fall, wenn sie lang sind — und schmaler werden, wobei, wenn mehrere Fortsätze vorhanden sind, gewöhnlich nur der mittlere erhalten bleibt und das distale Ende des Haares bildet.

Die Stellung der Haftfeldschruppen kann am besten dargetan

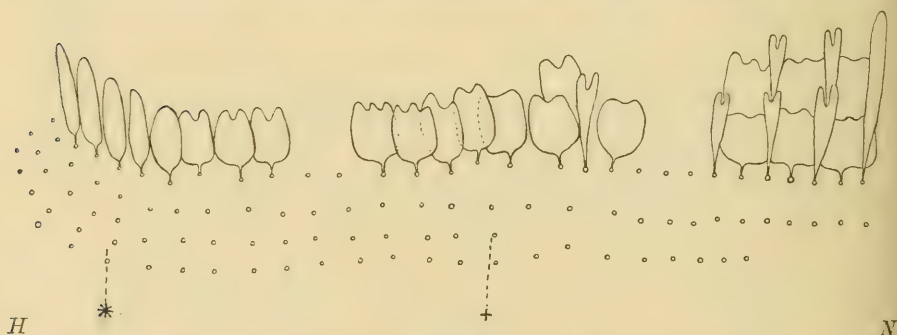


Fig. N.

Melinaea egina. ♂. Übergang der gewöhnlichen Flügelbeschuppung (N) zur Haftfeldbeschuppung (H).

+ neu auftretende Schuppenreihe. * Stelle, an welcher ein Zusammenrücken der Schuppenreihen erfolgt.

werden durch einen Vergleich mit der normalen Beschuppung des Flügels (*N* in Fig. N). Hier sind die Schuppen in gleichem seitlichen Abstand zu schwach nach dem Außenrand gewölbten und ungefähr parallel zu diesem verlaufenden Reihen angeordnet, in welchen Grund- und Deckschuppen in der Weise abwechseln, daß zwischen je 2 Grundschuppen eine Deckschuppe befestigt ist, welche jene an der Stelle, an welcher sie zusammenstoßen, überdeckt. An der Grenze der normalen Beschuppung nach dem Haftfeld (*H*) hin hören in den meisten Fällen die Deckschuppen auf oder sind nur noch vereinzelt vorhanden. Gleichzeitig wird der Abstand der übrigen Schuppen geringer; sie schließen dichter aneinander oder schieben sich teilweise übereinander (Mitte der Fig. N). An derselben Stelle rücken die bestehenden Reihen entweder näher zusammen (* in Fig. N) oder auseinander (+), und dazwischen tritt eine neue Reihe auf, womit eine dichtere Reihenfolge der Schuppen vom Typ 3 erzielt wird.

Innerhalb des Haftfeldes ändern die Reihen ihre Richtung, wobei sich jener Vorgang nach dem Vorderrand zu wiederholt, so daß nach jener Richtung hin die Stellung immer dichter wird. In der Nähe des Vorderrandes ist der Abstand der Schuppen nach allen Richtungen hin beinahe gleich, so daß sie sich nicht nur in eine, sondern häufig in mehrere Reihen einordnen lassen und schließlich, wie SPULER (1895) für Tagfalter und Spanner feststellt, „nicht in Querreihen, sondern dicht gedrängt je auf die Lücken angeordnet sind.“

Anmerkung. Ich habe absichtlich die Zeichnung vom Haftfeld des Männchens beigezogen, weil der Übergang zur dichtern Haftfeldbeschuppung in derselben Weise wie beim Weibchen, aber viel schneller erfolgt, was den Vorteil bietet, daß sich die einzelnen Stadien des Überganges auf einem kleinern Raum darstellen lassen.

V. Beschuppung des Hinterflügelhaftfeldes beim Männchen.

a) Duftfelder oder -fleck.

1. Allgemeines.

Die Duftschuppen treten bei den Neotropiden nicht zerstreut unter den andern Schuppen auf, sondern es ist immer ein Teil der Beschuppung vollständig in solche umgewandelt, er bildet ein „Duftfeld“ oder einen „Duftfleck“. Die verschiedenen

gefärbten Duftflecke sind bei größerer Ausdehnung von freiem Auge leicht zu erkennen. Sie unterscheiden sich entweder nur ganz wenig von der Umgebung, wie bei *Methona*, *Thyridia* und *Tithorea*, wo das Duftfeld gegen das mattschwarze Haftfeld nur durch seine etwas hellere Farbentönung auffällt, oder aber seine Farbe ist so intensiv, daß es bei einiger Ausdehnung hervortritt und man es systematisch verwerten kann. Bei *Methona* ist am Grund des Flügels ein intensiv schwarzer, ovaler, etwas glänzender Duftfleck, der bei *Melinaea* durch seine Bronzefarbe auffällt, bei *Eutresis* dagegen wegen der gleichen Farbe mit dem glatten Haftfeld nur rauher und matter erscheint. In andern Fällen, besonders dort häufig, wo er in einer Vertiefung des Flügels liegt, sei dies nun in einem Napf oder in einer Falte, zeigt er eine leuchtend weiße Farbe, die bei Näpfen, wo die Schuppenstellung meist eine sehr dichte ist (*Ithomia* und *Miraleria*), besonders intensiv hervortritt. Liegt das weiße Duftfeld dagegen in einer schmalen Vertiefung, so ist es, besonders wenn sie geschlossen ist, mit unbewaffnetem Auge nur schwer, als ein schmaler, heller Streif wahrnehmbar, weshalb für die meisten hierher gehörigen Formen als besonderes Merkmal „Duftfleck nicht vorhanden“ angegeben wird. Sind die Schuppen des Feldes dunkel, so ist es in der Falte von freiem Auge schwer erkennbar, selbst dort, wo das Haftfeld eine helle Farbe aufweist. Bei *Mechanitis*, *Scada* und *Pseudoscada* erhalten Costal- und Subcostalader durch die Duftschnuppen ein mattes, dunkles, mehliges Aussehen im Gegensatz zu dem hellen, glatten Haftfeld.

Sind mehrere Duftfelder vorhanden, so können beide in der Farbe übereinstimmen, wie bei *Hymenitis* und *Heterosais*, und, wenn sie zusammentreten, den Eindruck erwecken, als sei ein einheitliches Feld vorhanden (*Hymenitis*). Aus der verschiedenen Form der Schnuppen und der Zahl der Borstenbüschel läßt sich jedoch leicht feststellen, daß es sich hier um zwei Organe handelt. Häufiger sind die Duftfelder verschieden gefärbt. So hat *Dircenna klugii* im basalen breiten Teil der Falte ein graues bis braunes Duftfeld, an welches sich im äußern, schmälern Faltenabschnitt ein helles, graues bis weißes anschließt, *Hypoleria rhene* ein braunes, basales und ein weißes, äußeres. Bei *Tithorea* ist der basale Fleck, wie schon erwähnt, dunkel, das äußere Feld dagegen je nach der Art entweder schwarz oder hat nahezu dieselbe matte Färbung wie die Umgebung. Bei *Melinaea* steht die Bronzefarbe des basalen Feldes dem hellen Weiß des großen, äußern gegenüber, während *Eutresis*, die systematisch

in die Nähe dieser Gattungen gestellt wird, dagegen nur Unterschiede im Glanz zeigt, indem der basale Fleck matter ist als das große äußere Feld.

Größe, Gestalt und Ausdehnung der Duftflecke sind außerordentlich verschieden. Bis vor kurzem war nur der „ovale Duftfleck“ bei einzelnen Arten bekannt. Er wurde vorzüglich dort systematisch verwertet, wo sich die Arten in dem Maße nachahmen, daß es selbst dem Kenner schwer wird, sie auseinander zu halten. So wird *Melinæa* leicht durch den „am Grunde des Flügels befindlichen ovalen, dunkeln Duftfleck“, der *Mechanitis* fehlt, von dieser unterschieden. Die Ithomien sind von SCHATZ (1892) in eine Untergruppe mit und in eine ohne Duftfleck zerlegt worden, wobei sich dieser im ersten Fall immer durch seine Farbe und Größe auszeichnet. — Das größte Duftfeld von *Eutresis* und *Melinæa* ist das äußere, welches die ganze breite Fläche zwischen Costal- und Subcostalader einnimmt und sich über diese hinweg etwas nach hinten ausdehnt, während es sich bei *Tithorea* dagegen auf einen kleinern ovalen Fleck beschränkt, den die Subcostalader schneidet (Fig. A S. 610).

Wo eine Veränderung in der Beschaffenheit der Flügeloberfläche eingetreten ist, erstrecken sich die Falten und Näpfe meist nicht über die Duftfelder hinaus (*Ceratinia*, *Dircenna*, *Ithomia*).

Überall läßt sich eine enge Beziehung des Geäders zum Duftorgan feststellen. So finden sich auf den Adern oft Duftschuppen von eigentümlich löffelartiger Gestalt, während die anstoßenden Teile der Flügelfläche aus breiten, häufig eingerollten (*Mechanitis*, Taf. 35, Fig. 1) oder schmalen, spitzen (*Scada*, *Heteroscada*) Duftschuppen bestehen. Oder die Duftschuppen beschränken sich oft nur auf die Adern oder deren Nähe. So zieht bei *Leucothyris* je ein hellbrauner Duftstreif längs der Costa und Subcosta hin, und ein in der flachen Falte von *Heterosais* auftretendes Duftfeld erstreckt sich längs der Subcosta (*AD* in Fig. J, S. 623 und *D* in Fig. 5 b, Taf. 36). Bei *Hypoleria rhene* setzt sich das im Außenteil des Flügels gelegene, weiße Duftfeld an der Stelle, an welcher die Annäherung der Costalader an dasselbe am größten ist, über die Subcostale (*SC*) hinweg und zieht sich längs der Costale (*C*) basalwärts bis in die Nähe des innern Duftfeldes (*AD* in Fig. H, S. 623). Daß die Duftfelder immer vom Geäder eng umschlossen werden und dadurch eine günstige Ernährungsmöglichkeit für das Duftfeld gegeben ist, haben wir schon gesehen.

2. Duftschuppen.

Über Form und Größe der Duftschuppen geben die Figuren Aufschluß (Taf. 37 u. 38, Fig. 6—21). Sie sind alle bei ca. 250facher Vergrößerung gezeichnet mit Ausnahme der größten von *Tithorea* und *Melinaea*, die nur 150fach vergrößert sind. Außerordentliche Mannigfaltigkeit in Form und Größe prägt sich überall aus. Ein Vergleich der Duftschuppen von *Tithorea* und *Heterosais* (Taf. 37, Fig. 6 a und Taf. 38, Fig. 20 a) zeigt die bedeutenden Größenunterschiede, welche nicht nur in der Familie, sondern selbst beim einzelnen Tier in den Fällen hervortreten können, wo zwei Duftfelder vorhanden sind, wie ein Vergleich der größern Schuppen des basalen Duftfeldes von *Tithorea*, *Melinaea*, *Miraleria* (Taf. 37, Fig. 6 a, 7 a, 12 a) und *Aeria* mit den kleinern des äußern Duftfeldes (Fig. 6 b, 7 b, 12 b) oder der kleinern Schuppen des basalen Duftfeldes von *Heterosais* mit den größern des äußern zeigt (Taf. 38, Fig. 20 a u. b). In andern Fällen beschränkt sich dieser Unterschied fast nur noch auf die Form und Struktur, wie der Vergleich der Duftschuppen von *Hymenitis gonussarar. zygia* (Taf. 38, Fig. 21 a u. b) ergibt, oder die Schuppen beider Duftfelder, welche dann immer zwischen Costa und Subcosta liegen, sind gleich, wie z. B. bei *Episcada hymenaea*.

Die Duftschuppen der unveränderten Flügelfläche sind meist kleiner als die normalen Schuppen, die in Falten oder Rinnen ungefähr gleich groß, diejenigen der Näpfe dagegen immer außerordentlich viel größer. Innerhalb eines Duftfeldes variieren sie, abgesehen von den folgenden Ausnahmen, gewöhnlich wenig (vgl. die Figg. der Duftfelder Taf. 35 u. 36, Fig. 1—5). Bei Formen mit napfartiger Vertiefung und steiler Schuppenstellung (*Tithorea*, *Melinaea*) werden sie dagegen nach dem Rand der Ausbuchtung hin in dem Maße, in welchem die Tiefe derselben abnimmt, kürzer, und bei Duftfeldern, welche sich in Rinnen oder Falten finden, sind gewöhnlich die Schuppen des breiten, tiefen Außenteils größer und breiter als die der engen und flachen Basis (*Pteronymia dispar*), oder eine Randzone des Duftfeldes enthält Schuppen von etwas abweichender Form, wie bei *Ceratinea statilla*, wo diejenigen der Randzone (Taf. 38, Fig. 16 a u. b) sich von den andern durch das Fehlen eines kleinen Einschnittes in der Spitze unterscheiden, oder bei *Ceratinea cantobrica*, welche dieselbe Form, welche die eben erwähnte Art in der Mitte des Duftfeldes aufweist, am Rande, und eine breitere, dreizackige Form im Innern desselben hat (Taf. 38, Fig. 17). *Pteronymia tigranes*

und die Mehrzahl der *Ceratinia*-Arten haben im schmälern, flachen, basalen Teil der Vertiefung, anschließend an die breiten Duftschuppen, kleinere, welche wohl als rückgebildete Duftschuppen aufzufassen sind, da sie in großen Alveolen stehen und unter ihnen sich ab und zu noch eine normale Duftschuppe findet (Taf. 37, Fig. 15a, Taf. 38, Fig. 16a, 18a). Im Duftfeld von *Mechanitis*, *Scada* und *Heteroscada* (Taf. 35, Fig. 1) haben sich auf Costa und Subcosta ganz ungewöhnliche löffelförmige Duftschuppen gebildet mit knotiger Verdickung am Grunde (Taf. 37, Fig. 14b), die bewirkt, daß die Schuppe aufrecht steht.

Einzelne Gattungen haben in einem Duftfeld zuweilen übereinstimmende Schuppenform (*Tithorea*, *Melinaea*, *Entresis*; *Thyridia* und *Methona*) (Taf. 37, Fig. 6a u. 7a); meist schwankt Form, Größe und Farbe selbst innerhalb der Gattung; zuweilen besteht noch Übereinstimmung in einem dieser Merkmale.

Die Schuppe ist fast immer unsymmetrisch gestaltet, was sich in der Form der Ein- bzw. Ausschnitte am distalen Ende (*Heterosais*, (Taf. 38, Fig. 20b, *Ithomia*, Taf. 37, Fig. 10), in der seitlichen Lage des Sinus, der ungleichen Ausbildung der Zungen (ε) am Grund (*Hypoleria*, Taf. 38, Fig. 19a) und den verschiedenen seitlichen Konturen (*Mechanitis*, Taf. 37, Fig. 14a u. b. *Miraleria*, Taf. 37, Fig. 12a) kundgibt. Die Schuppenfläche geht an ihrer Basis entweder allmählich in den Stiel über oder bleibt breit und bildet häufig einen Sinus. Der Grund der Schuppe kann dann gerundet sein, wie bei *Miraleria cymothoe* (Fig. 12b), oder sie bildet jederseits vom Sinus eine Zunge aus (ε in Fig. 19a), welche beide bei aufgerichteten Schuppen zur Befestigung dadurch beitragen, daß sie, indem sie sich der Flügelmembran flach auflegen und den Schuppengrund in dieser flachen Lage halten, eine Knickung des dünnen, in einer nur schwach zur Flügelfläche geneigten Alveole sitzenden Stieles verhindern und so die lange Schuppenfläche zur Krümmung zwingen, wobei eine Knickung, die den Durchtritt des Secretes verhindern würde, nicht erfolgt, weil sich die Krümmung auf eine größere Fläche verteilt. Dieselbe Wirkung wie die Zungen hat bei der plattenförmigen Schuppe ohne Sinus von *Tithorea*, *Entresis*, *Melinaea*, *Ithomia*, *Pseudoscada*, wo der Stiel auf ihrer Unterseite ein Stück weit distalwärts in die Fläche hineingerückt ist, der basalwärts von ihm gelegene Schuppenteil (Taf. 37, Fig. 6a, 7a, 10, 11).

Im Gegensatz zu den sehr fein gebauten Federbuschschuppen, wie sie z. B. bei den Heliconiden auftreten, bei den Neotropiden

aber fehlen, unterscheiden sich die Duftschuppen der letztern im Bau meist nur wenig von den gewöhnlichen Schuppen des Flügels. Die obere Platte derselben kann gleichmäßig aus feinen Höckerchen zusammengesetzt sein, welche sich so dicht aneinander anschließen, daß eine leichte Längs- und Querstreifung auf der Oberfläche zustande kommt, ohne daß Lamellen, wie wir sie bei gewöhnlichen Schuppen finden, erkennbar sind (Schuppen des äußern Duftfeldes von *Hypoleria rhene*, Taf. 38, Fig. 19 b, *Heterosais nephele*, Fig. 20 b). Treten einzelne Höckerreihen dieser Art deutlicher hervor, so entsteht die erste Andeutung einer Lamellierung, welche gewöhnlich in der Längsrichtung parallel über die Schuppenfläche hinzieht und nur selten, z. B. bei *Pseudoscada timna*, unregelmäßig verläuft, wo sie sich wie ein Netz über die Schuppenoberfläche ausbreitet (Fig. 11). Die Lamellen setzen sich aus kegelförmigen Höckerchen zusammen, welche nicht selten etwas in die Länge gezogen sind und mit ihrer Basis aneinanderstoßen (*Melinaca egina*, inneres Duftfeld Fig. 7 a) und häufig so dicht aufeinander folgen, daß sie völlig miteinander verschmelzen und die Lamellen nur noch geringe Spuren einer Körnelung zeigen (Taf. 37, Fig. 13 b). An der Duftschuppe des äußern Duftfeldes von *Hymenitis gonussa* var. *zygia* (Fig. 21 b) ist am Grunde die schwammige Innenstruktur zu erkennen.

Die immer in sehr großen und runden Alveolen gut befestigten Duftschuppen, deren Stiel bei ihrer Herausnahme leicht abbricht, stehen gleichmäßig verteilt in mehr oder weniger regelmäßig verlaufenden Reihen (Taf. 35 u. 36, Fig. 1—5). Ihr Abstand verändert sich bei Größenunterschieden der Schuppen, steht aber nicht im gleichen Verhältnis zur Größe der Duftschuppen; infolgedessen stehen vielfach kleine Schuppen verhältnismäßig dünn, während sich große um so mehr aufrichten müssen, je länger sie sind.

Wenn zwei Duftfelder auf dem Flügel vorhanden sind, unterscheiden sich die Schuppen derselben sowohl in Form und Größe als auch in dem Abstand der Schuppenreihen. Bei *Dircenna klugii*, wo sich die Schuppen der beiden Felder in Ausdehnung und Gestalt wenig voneinander unterscheiden, erhält man die Stellung der Schuppen des äußern Feldes von der des am Grunde gelegenen in der Weise, daß man im basalen Duftfeld jede zweite Schuppenreihe ausfallen läßt, während bei *Mechanitis*, wo wir bei demselben Tier eine löffelförmige, am Grund knotig verdickte Form auf Costal- und Subcostalader haben und seitlich davon flache, leicht gebaute, fast durchweg aufgerollte Duftschuppen, trotz der außerordentlichen

Formverschiedenheit die Stellung beider Schuppenarten gleich ist (Taf. 35, Fig. 1). Jedoch nur in wenigen Fällen herrschen diese einfachen Beziehungen in der Stellung der Schuppen. Gewöhnlich läßt sich nur feststellen, daß die Duftschuppen in dem mehr basal gelegenen Felde dichter stehen als in dem distalen (*Hypoleiria rhene*, Taf. 36, Fig. 4a u. b, *Heterosais nephele*, Taf. 36, Fig. 5a u. b).

Wir haben gesehen, daß die Weibchen durchweg ein übereinstimmendes Verhalten in der Form der Haftfeldschuppen und in der Art der Anordnung zeigen. Für die Ableitung der Duftschuppen ist es von Interesse, ob sich irgendwelche Beziehungen zwischen diesen beiden Schuppenarten finden. Bei der großen Formmannigfaltigkeit ist eine Übereinstimmung kaum zu erwarten: immerhin sind wir imstande, an Formen, bei welchen die Haftfeldbeschuppung im männlichen Geschlecht nur wenig oder gar nicht von der des Weibchens abweicht (*Tithorea*), an den Übergängen der Haftfeldschuppen zu den Duftschuppen festzustellen, in welcher Weise eine Umwandlung jener Schuppen in Duftschuppen erfolgt sein kann. Einige Übergangsstufen sind in Fig. O zur Darstellung gebracht.



Fig. O.

Übergangsformen von den Schuppen des Haftfeldes zu den Duftschuppen des basalen Duftfeldes von *Tithorea cuparina* var. *melanina*.

Die erste Schuppe entspricht in der Form noch der Haftfeldschuppe (Typ 2): ihr Stiel sitzt noch am Schuppenrand in einem Sinus. An der zweiten ist dieser noch gut vorhanden, allein die Ansatzstelle des Stieles ist etwas auf die Unterseite in die Fläche gerückt. Die Schuppe, wie sie Fig. O3 zeigt, nähert sich in Größe und Form schon stark der normalen Duftschuppe; ihr Stiel ist noch tiefer im Innern

der untern Schuppenfläche befestigt, der Sinus nur noch schwach angedeutet. Nimmt die Schuppe noch an Größe zu, so ist die Form der Duftschuppe erreicht (Taf. 37, Fig. 6a). Bei der Mehrzahl der Arten und Gattungen sind diese Übergänge nicht mehr vorhanden, weil die Beschuppung des Haftfeldes bis unmittelbar an die Duftsfläche eine vom Weibchen abweichende Gestaltung erfahren hat. Nur am Grunde des Flügels sind zuweilen noch Reste der Schuppenform vorhanden, wie wir sie bei jenem finden, aber gewöhnlich reicht das Duftfeld nicht so weit basalwärts, daß sich die Duftschuppen unmittelbar an jene anschließen können.

Die Stellung bietet keine Anhaltspunkte für die Ableitung der Duftschuppen. Sie sind wohl in Reihen angeordnet, welche häufig einen ähnlichen Verlauf nehmen wie die der übrigen Schuppen des Männchenhaftfeldes, stehen aber nicht so gedrängt wie diese. Im Vergleich zum Verlauf der Schuppenreihen beim Weibchen an den entsprechenden Stellen folgen sie dagegen dichter.

Die Beschaffenheit der Duftfelder bei einer Anzahl der untersuchten Arten sei kurz zusammengestellt.

I. *Tithorea*, *Eutresis*, *Melinaea* haben zwei Duftorgane zwischen Costa und Subcosta; das basale besteht aus großen plattenförmigen, nicht keulenförmigen, wie SCHATZ (1892) angibt, Duftschuppen, die dicht in einer flachen Vertiefung stehen (Taf. 37, Fig. 6a u. 7a); das distale, welches einen größeren oder kleineren Teil des zwischen Costa und Subcosta gelegenen Feldes einnimmt, ist aus sehr kleinen gerundeten oder spitzen Duftschuppen zusammengesetzt (Taf. 37, Fig. 6b u. 7b).

II. *Methona* und *Thyridia*. Ein aus langen, schmalen, spitzen, braunen Duftschuppen zusammengesetzter ovaler Duftfleck in der Mitte des Haftfeldes ist fast vollständig von Costal- und Subcostalader umschlossen.

III. *Leucothyris* hat gelbbraune Duftschuppen von derselben Form wie Gruppe II, aber von feinerem Bau, welche in einem schmalen Streif längs der Subcostalader stehen.

IV. a) *Pteronymia tigranes*. Die Duftschuppen stehen in einer Rinne und sind von derselben Form, wie die Haftfeldschuppen beim Weibchen (Taf. 37, Fig. 15b). Am Grunde des Duftfeldes stehen kleinere Schuppen, welche, wie aus der Größe der Alveolen zu schließen ist, wohl als Duftschuppen aufzufassen sind (Fig. 15a).

b) *Pteronymia antisao*, *P. dispar*. Die Duftschuppen von derselben Form wie *P. tigranes* spitzen sich im basalen Teil der Rinne zu.

V. a) *Ceratinia daeta*, *C. barii*, *C. callanga*, *C. ignorata*. Die weißen Duftscluppen sind in einer Falte und haben noch Ähnlichkeit mit der entsprechenden Form des Weibchens, verjüngen sich jedoch distal und enden stumpf.

b) *Ceratinia callispila* und *Callithomia hezia*. Die Falte ist gleich wie in Gruppe Va; die weißen Duftscluppen dagegen sind scharf zugespitzt.

c) *Ceratinia metella*, die weißen, an der Grenze des Feldes ganzrandigen Duftscluppen mit spitzen Zungen (Taf. 38, Fig. 16b) werden im Innern desselben zweizackig; bei *C. cantobrica* sind sie am Rand des Feldes zweizackig schmal wie bei *metella*, im Innern desselben drei- und vierzackig (Fig. 17).

d) *Ceratinia euryanassa* hat in einer schmalen Rinne zwischen Costa und Subcosta weiße, spatenförmige Duftscluppen in dichter Stellung.

VI. *Napeogenes pharo* und *N. tolosa* haben in einer Falte breite, braune Schuppen mit drei oder vier sehr langen, spitzen Fortsätzen von feinem Bau.

VII. *Pteronymia asellia*. Beginnende Differenzierung von zwei Schuppenformen: eine mehr spatenförmige im basalen, eine nahezu dreieckige im äußern Teil der Vertiefung, welche am Grunde besonders breit ist. Die Ausbildung von zwei Organen ist vollendet: *Dircenna dero*, *D. olyras* var. *relata*, *D. klugii* (Taf. 37, Fig. 13a u. b).

VIII. *Miraleria cymothoe*. Der basale Teil der Vertiefung ist zu einem Napf mit sehr langen, weißen, distal sich verjüngenden Schuppen mit schwachem Sinus erweitert. Daran schließt sich nach außen eine enge Rinne mit kleinen, weißen Schuppen mit schwachem Sinus (Tafel 37, Fig. 12a u. b).

IX. *Ithomia*. Der ovale Napf zwischen Costa und Subcosta ist mit großen, meist weißen Duftscluppen besetzt (Taf. 37, Fig. 10). *Pseudoscada tinna* hat ähnlich geformte und gefärbte Schuppen in einer schmalen Rinne.

X. a) *Calloleria*. Eine breite Rinne im äußern Teil des Haftfeldes zwischen Costa und Subcosta ist mit braunen, wenig dicht stehenden, spatenförmigen Duftscluppen mit tiefem Sinus besetzt.

b) *Dircenna epidero*, *Episcada hymenaea* haben distal zugespitzte, wenig dicht stehende, braune Duftscluppen mit tiefem Sinus; erstere in einem, letztere in zwei zwischen Costa und Subcosta gelegenen Duftfeldern.

XI. Auf Costa und Subcosta stehen löffelförmige, am Grunde

knotig verdickte Duftschuppen (Taf. 37, Fig. 14b), außerdem in einer Rinne zwischen beiden Adern flache, bei *Heteroscada gazoria*, *Scada teaphia* und *Mechanitis methone* weiße, schmale und spitze, bei *Mechanitis jurimaguensis* und *Mechanitis elisa* braune, ovale, häufig eingerollte Duftschuppen (Fig. 14a), welche sich in einem schmalen Streif durch die löffelförmigen Schuppen getrennt längs der Costal- und Subcostalader, auch außerhalb derselben in einer schmalen Reihe erstrecken können (Taf. 35, Fig. 1).

XII. *Aeria olena* hat zwei getrennte Duftfelder, ein basales, ovales zwischen Costa und Subcosta, das sich aus sehr großen, breiten, dicht aufeinandergepackten, plattenförmigen Duftschuppen zusammensetzt, und ein zwischen Subcosta und oberer Radialader gelegenes, aus feinen, haarförmigen Schuppen bestehend, welche sich fast nur durch ihre etwas hellere Farbe von den benachbarten des Hauffeldes unterscheiden.

XIII. *Hymenitis gonussa* var. *zygia*. In einer Rinne, welche zwischen Costa und Subcosta in der Nähe des Flügelgrundes beginnt und sich, tiefer werdend, über die obere Discoidalader hinweg und das außerhalb von ihr gelegene Feld bis in die Nähe des Flügelrandes erstreckt, befinden sich zwei Duftfelder, die sich eng aneinander anschließen, ein basales, zwischen Costa und Subcosta aus breitem, nach beiden Enden hin sich gleichmäßig verjüngenden, weißen Duftschuppen bestehendes (Taf. 38, Fig. 21a u. Taf. 35, Fig. 3) und ein zwischen Subcosta und oberer Radialader gelegenes, distales, aus weißen, schmalen, sich nach dem Grunde mehr als nach dem distalen Ende hin verjüngenden Duftschuppen zusammengesetztes Feld (Taf. 38, Fig. 21b).

Hymenitis andromica hat dieselbe Schuppenform wie *H. gonussa*, die des schmalen, basalen Duftfeldes sind aber bedeutend kleiner als die des äußern.

XIV. *Hypoleria rhene* hat zwei Duftfelder, ein basales, braunes, das sich in einer schwachen, napfartigen Vertiefung findet und aus langen, schmalen, steil und dicht stehenden, in ihrem oberen Teil etwas nach unten umgebogenen, braunen Duftschuppen besteht (Taf. 37, Fig. 19a u. Taf. 36, Fig. 4a), und ein zwischen oberer und unterer Radialader gelegenes, weißes, aus weniger dicht stehenden, schmalen Schuppen zusammengesetztes (Taf. 38, Fig. 19b u. Taf. 36, Fig. 4b), das sich längs der Costalader bis in die Nähe des braunen Duftfeldes erstreckt (Fig. H, S. 623).

XV. *Heterosais nephele* hat zwischen Costa und Subcosta in

flacher Vertiefung kleine weiße (Taf. 36, Fig. 5a u. Taf. 38, Fig. 20a) und zwischen Subcosta und unterer Radialader, besonders längs der erstern, teils symmetrische, teils unsymmetrische, weiße Duftschuppen (Taf. 36, Fig. 5b u. Taf. 38, Fig. 20b).

b) Borstenbüschel.

Die auffälligen, immer einen größern Teil des Haftfeldes deckenden Borstenbüschel, welche ein besonderes Merkmal des Männchens bilden und deshalb für die Geschlechtsbestimmung verwertet werden, zeigen gewöhnlich dieselbe matte, braune, gelbe, graue oder schwarze Farbe wie die umgebende Haftfeldbeschuppung. Sie sind der Zahl der Duftfelder entsprechend einzeln oder zu zweien vorhanden und richten sich auch in der Ausdehnung nach ihnen, so daß von Büscheln, die in der Zweizahl auftreten, das basale mit wenigen Ausnahmen — *Eutresis* und *Melinaea*, welche das entgegengesetzte Verhalten zeigen — größer ist als das andere, und diejenigen, welche einzeln auf dem Haftfelde auftreten, jene an Größe übertreffen. Jedes Duftbüschel deckt nur das dazugehörige Duftfeld, selten noch einen Teil eines andern, so bei *Hypoleucia rhene* (S. 623, Fig. H), wo das basale Büschel noch einen von dem äußern, hinter der Subcosta (SC) gelegenen Duftfeld (AD) längs der Costalader (C) basalwärts bis in die Nähe des andern Feldes (BD) ziehenden, zum äußern Duftfeld gehörigen Streif deckt.

Der Pinsel setzt sich aus dicken, langen Chitinborsten zusammen, die nach ihrem basalen Ende hin schmaler werden und am Grunde durch eine ringförmige Abschnürung ein kugliges Endstück abgliedern, mit welchem sie in den sehr großen, kugligen Alveolen festsitzen (B in Fig. 2, 3, 4a u. 5a Taf. 35 u. 36). Während letztere aber bei den Normalschuppen flach in den Flügel hineingehen, sind sie hier im Zusammenhang mit der steilen Stellung der Borsten mehr aufgerichtet und stehen wenig dicht gewöhnlich 3—8 nebeneinander zwischen die der andern Schuppen eingestreut, am Hinterrand des Duftfeldes, wobei sie in der Richtung des Aderverlaufes nicht so dicht aufeinander folgen wie in der dazu senkrechten. Sie sind schräg nach vorn und außen gerichtet und können aufgerichtet werden. Da sie zudem sehr lang und stark sind, bedürfen sie eines guten Haltes auf dem Flügel und stehen deshalb auf der Subcostalader oder hinter derselben, wenn das Duftfeld zwischen Costa und Subcosta liegt, oder in der Nähe der obern bzw. mittlern Discoidal-

ader, wenn es sich zwischen Subcosta und oberer bzw. unterer Radialader befindet.

Ist das Duftfeld in einer Vertiefung, so legen sich die Borsten zum Teil in diese hinein unmittelbar auf die Duftschuppen und werden häufig in den äußern Regionen des Flügels durch die Faltenränder festgehalten; ein anderer Teil des Büschels legt sich schützend auf die Falte.

Bei einigen *Thyridia*- und *Methona*-Arten ist das Duftorgan auch auf das Weibchen übertragen worden, so nach FRITZ MÜLLER (1881) bei *Thyridia megisto*; jedoch sind die Büschel viel kleiner, und der Duft ist beim Weibchen nicht so stark wie beim Männchen.

c) Die übrigen Schuppen des Haftfeldes.

Die Schuppen des Haftfeldes sind beim Männchen fast durchweg verändert, sowohl in Gestalt wie in Stellung. Sie sind sehr schmal, meist nadelförmig geworden und stehen dichter. Nur bei wenigen Formen, welche auch im Geäder im männlichen und weiblichen Geschlecht keine oder nur geringe Abweichungen aufweisen, stimmen beide in der Art der Beschuppung des Haftfeldes überein, mit Ausnahme der Teile, welche in Borsten und Duftschuppen umgewandelt sind (*Tithorea*, *Eutresis*, *Melinaea*). Eigentümlich ist hier bei Männchen wie Weibchen der Umstand, daß sowohl im hintern Teil des Haftfeldes wie auch im äußern innerhalb der breiten, runden Schuppen vom Typ 3, welcher auf demselben die größte Verbreitung hat, Differenzierung in Grund- und Deckschuppen eingetreten ist. Anfänglich sind beide Schuppenarten noch gleich in ihrer Gestalt, soweit sie auf das Haftfeld entfallen; an seiner Grenze dagegen strecken sie sich; sie überragen die Grundschuppen und werden keulenförmig. Die schmalen und spitzen Formen der Typen 1 und 2 nehmen am Grunde den größten Teil der Breite des Haftfeldes ein, werden aber dann rasch von Typ 3 und den andern Schuppenarten nach dem Vorderrand hin zurückgedrängt. Nur am Rande des Flügels bleiben sie in einem schmalen Streif noch etwas länger erhalten.

Bei den andern untersuchten Gattungen hat die Beschuppung des Haftfeldes im Vergleich zu der des Weibchens eine durchgreifende Änderung erfahren. Die Schuppen sind schmal, lang und spitz geworden und nehmen eine dichtere Stellung ein (Taf. 35 u. 36, Fig. 1—5). Das äußert sich im Aussehen des Haftfeldes. Während es schon beim Weibchen wohl etwas heller gefärbt ist als die übrigen

Teile des Flügels, blaßt die Farbe beim Männchen noch mehr ab; außerdem erscheint die Fläche glatter und zeigt oft einen schwachen, seidenartigen Glanz. Die Erscheinung tritt um so deutlicher hervor, je feiner die Schuppen werden. Haben sie hierin die höchste Stufe erreicht, so decken sie die Flügelmembran nicht mehr vollständig, wodurch die glatte, glänzende Oberfläche derselben in der Lichtwirkung neben den Schuppen zur Geltung kommen kann.

Der Prozeß, welcher diese Gestaltung der Beschuppung des Haftfeldes zur Folge hat, ist nicht bei allen Gattungen in gleichem Maße vorgeschritten und zum Abschluß gekommen. Auch wird keineswegs das ganze Haftfeld in gleicher Weise davon betroffen, daß etwa alle Teile des Haftfeldes bei einer Gattung dieselbe Schuppenform aufweisen, sondern die Umwandlung ist immer in der Umgebung des Duftorgans am weitesten fortgeschritten, und aus der Form eines Teiles der Schuppen im Haftfeld des Männchens ist noch zu ersehen, daß dieser Umwandlungsprozeß von der Art der Beschuppung ausgeht, wie wir sie beim Weibchen festgestellt haben, denn ganz am Grunde und am hintern Rand des Männchenhaftfeldes ist in den meisten Fällen noch dieselbe Schuppenform vorhanden, wie wir sie beim Weibchen an der entsprechenden Flügelstelle finden.

Im Folgenden seien die wichtigsten Stufen der Umwandlung an einigen Beispielen besprochen.

Bei *Methona confusa* hat der Umbildungsprozeß gerade begonnen. Die Schuppen in der Nähe des Duftfeldes sind etwas schmaler und spitzer geworden, aber sie weisen noch fast vollständig die Merkmale der Schuppenformen des Weibchens auf, deren Stelle sie einnehmen. Die Umwandlung hat in geringem Maße nur die Schuppen der Typen 1 u. 2 erfaßt, von denen die letztern immer noch eine Wölbung nach den Seiten in ihren Konturen zeigen, während die unsymmetrischen, vom Typ 1 etwas schmaler sind und sich schärfer zuspitzen. Die übrigen Teile der Haftfeldbeschuppung zeigen dasselbe Verhalten wie beim Weibchen.

Eine weitere Stufe der Entwicklung wird bei *Thyridia psidii* erreicht, wo schon ein größerer Teil der Beschuppung verändert ist. Längs des Duftfeldrandes zieht sich ein Streifen schmaler, langer, spitzer Schuppen, welche in der Form keine Merkmale mit den ursprünglichen mehr aufweisen und die, je entfernter sie vom Duftfleck sind, in Schuppen übergehen, welche noch einige ursprüngliche Merkmale haben. Typ 1 und 3 lassen sich noch deutlich erkennen,

sind aber, soweit sie sich seitlich von dem Duftfeld finden, durchweg zugespitzt. Da sich dieses bis in die Nähe des Flügelgrundes und des Hinterrandes des Haftfeldes ausdehnt, sind die Schuppen auch dort verändert, während sie im äußern Teil desselben dagegen noch wie beim Weibchen vorhanden sind.

Bei *Ithomia abendrothi* ist nahezu der höchste Grad der Umbildung erreicht. Sie ist im äußersten Teil des Haftfeldes so weit vorgeschritten, daß hier dieselbe Stufe erreicht wird wie in der nächsten Umgebung der Duftschuppen bei der zuvor erwähnten Art. Auch basalwärts ist die Umbildung bis in die Nähe des Flügelgrundes vor sich gegangen, wobei die in der Umgebung des Duftfeldes äußerst zarten und außerordentlich dicht stehenden Schuppen nach dem Flügelgrunde hin nur wenig breiter sind als die übrigen, so daß auf dem größten Teil des Haftfeldes eine gleichmäßige Beschuppung vorhanden ist. Auf den Adern und längs des Innenrandes bleibt sie gewöhnlich etwas stärker. Daß *Ithomia abendrothi* auf der Costalader besonders starke Schuppen trägt (*C* in Fig. 2), hängt wohl damit zusammen, daß sie die eigentliche Funktion des Haftfeldes, während des Fluges einen möglichst innigen Kontakt mit dem Vorderflügel herbeizuführen, verrichtet.

Da es sich hier fast ausschließlich um Glasflügler handelt, ist der Hinterrand des Haftfeldes besonders interessant, weil dieselbe Schuppenart durch zwei Prozesse in verschiedener Weise umgewandelt wurde. Der eine, der eben besprochene, steht im Zusammenhang mit dem Duftorgan und geht von diesem aus; er führt die Schuppen in feine haar- oder nadelförmige über; der andere bewirkt die Durchsichtigkeit; er erfaßt die regelmäßige Flügelbeschuppung und wandelt die Deckschuppen in einfache, meist nach oben gewölbte, die Grundschruppen dagegen in kleine, Y-förmige Haare um, welche gewöhnlich aufgerichtet sind. Bei den in Frage stehenden Arten hat dieser Prozeß den hintern Rand des Haftfeldes erfaßt, der ursprünglich aus breiten, runden Schuppen vom Typ 3 besteht, welche, wie wir bei der Besprechung des Haftfeldes beim Weibchen gesehen haben, in der Form mit den Grundschruppen nahezu übereinstimmen und dort diese beiden Schuppenarten in gleicher Weise in Yförmige Haare umgewandelt hat. Demgemäß finden wir am Hinterrand des Haftfeldes drei Zonen mit verschiedener Art der Beschuppung.

Der vorderste Teil besteht aus feinen; spitzen Härchen und ist vom Duftorgan aus umgewandelt.

Der mittlere ist fast ausschließlich aus Yförmigen, nach oben gekrümmten Haaren zusammengesetzt.

Die anschließende Zone enthält Reihen, in denen Yförmige (Grundschuppen) mit einfachen Haaren (Deckschuppen) abwechseln.

VI. Das Hauffeld des Vorderflügels.

a) beim Weibchen.

In dem längs des Inneurandes sich erstreckenden Hauffeld der Vorderflügelunterseite liegen die Verhältnisse im weiblichen Geschlecht wie in jenem des Hinterflügels. Wir haben auch hier längs des Flügelrandes die mit oder ohne Sinus ausgestatteten, nach dem distalen Ende hin sich verjüngenden Schuppen vom Typ 1 (T_1 in Fig P u. Q), welche gerade so wie auf dem Hinterflügel an der Flügelbasis den größten Teil des Hauffeldes einnehmen und nach außen hin von den folgenden Typen verdrängt werden. An diese

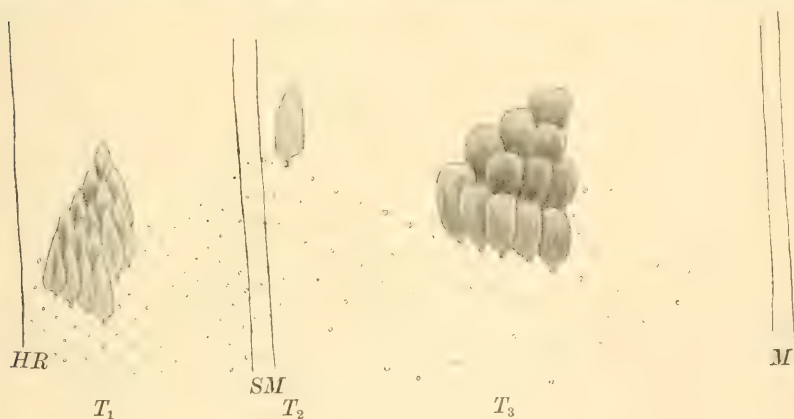


Fig. P.

Vorderflügelhauffeld von *Ithomia abendrothi*. ♀.

HR Hinterrand des Flügels. SM Submedianader. M Medianader.

T_1 , T_2 , T_3 Schuppen vom Typ 1, 2, 3.

Form schließt sich nach vorn die mehr ovale Gestalt des Typ 2, welcher den Übergang des Typ 1 nach Typ 3 vermittelt (T_2 u. T_3 in Fig. P u. Q), der fast die ganze übrig bleibende, bis zur Medianader oder in ihre Nähe reichende Fläche einnimmt. In der Nähe des Flügelgrundes bleibt ihm neben Typ 1 nur wenig Raum, dagegen fällt ihm im äußern Teil des Flügels fast die ganze Breite

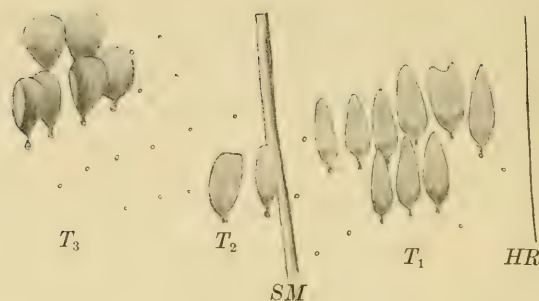


Fig. Q.

Vorderflügelhaftfeld von *Hymenitis gonussa* var. *zygia*. ♀.
Bezeichnung wie Fig. P.

des Haftfeldes zu. Nach vorn geht er dadurch, daß der bisher ganze distale Rand der Schuppe gekerbt oder gezackt wird, in die Form der Grundschuppen über, und zwischen je zwei derselben treten dann weiterhin länger gestaltete Deckschuppen auf.

b) beim Männchen.

Beim Männchen verhält sich das Haftfeld des Vorderflügels, abgesehen davon, daß es weder Duftfeld noch Duftbüschel aufweist, geradeso wie das des Hinterflügels. Nur zu den Teilen, welche über das Duftorgan zu liegen kommen, sind Ergänzungen zu machen.

Bei *Tithorea*, *Melinaea* und *Eutresis*, welche ihre Schuppen in der ursprünglichen Form bewahrt haben, ist über dem Büschel des basal gelegenen Duftorgans eine schuppenfreie, glänzende Stelle entstanden, in deren Umgebung die Schuppen dünner stehen und sehr schmal geworden sind. Schneidet die Submedianader diesen Fleck, so erstrecken sich die Schuppen längs derselben ganz oder teilweise in jenen hinein und können ihn teilen. Bei *Eutresis* und *Melinaea* beschränkt er sich nur auf den vor der Medianader gelegenen Teil.

Auch auf dem Vorderflügel vollzieht sich beim größten Teil der Neotropiden jener Umwandlungsprozeß, den wir schon auf dem Hinterflügel verfolgt haben, nur setzt er dort etwas früher ein als auf diesem.

Bei *Methona confusa* sind alle drei Schuppenarten an den Stellen, die über dem Duftorgan liegen, lang und spitz geworden, während sie im basalen und äußern Teil des Flügels dagegen nicht oder nur wenig abgeändert sind.

Bei *Thyridia psidii* reichen die schärfer zugespitzten Formen schon bis in die Nähe des Grundes und dehnen sich auch nach dem Außenrande hin weiter aus.

Ithomia abendrothi zeigt Verhältnisse, wie sie in Fig. R zur Darstellung gebracht sind. Die Schuppen sind auch hier durchweg schmaler und spitzer als beim Weibchen, aber nicht in allen Teilen des Haftfeldes in derselben Weise verändert. Wir finden am Hinter- rand (HR) und in der Mitte desselben breitere Schuppen (1 u. 3), während der Rest (2 u. 4) aus sehr feinen, nadelförmigen besteht; auch auf dem Hinterflügel finden sich längs des Randes, wahrscheinlich zum Schutze desselben, fast immer größere Schuppen. Wie er-

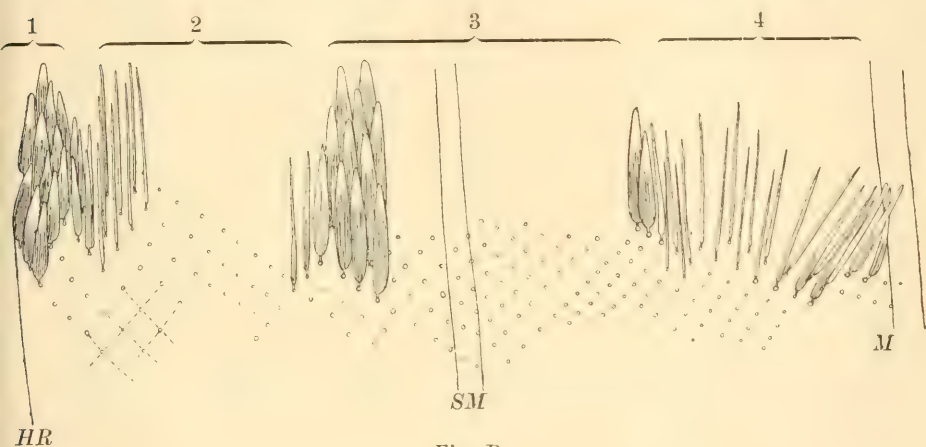


Fig. R.

Vorderflügelhaftfeld von *Ithomia abendrothi*. ♂.

HR Hinter- oder Innenrand des Flügels. SM Submedianader. M Medianader.
1 u. 3 Rand- und Mittelzone aus stärkern und größern Schuppen bestehend.
2 u. 4 Zonen der gewöhnlichen schmalen und spitzen Haftfeldschuppen des ♂.

klärt sich aber die Insel breiter Schuppen (3) auf dem Vorderflügelhaftfeld, welche völlig von den feinen nadelförmigen (2 u. 4) umgeben ist? Betrachtet man die entsprechenden Stellen des Hinterflügelhaftfeldes, so ergibt sich, daß jene Zone stärkerer und größerer Schuppen über das Büschel des Hinterflügels zu liegen kommt, welches sich fast völlig in den hier vorhandenen Napf legt. Die Zone der feinen Schuppen, welche die der breiten umgibt, kommt dagegen auf den Rand des Napfes und die benachbarten feinbeschappten Teile des Hinterflügelhaftfeldes zu liegen. Daraus ergibt sich, daß die Umwandlung über dem Rand des Duftfeldes

rascher erfolgt als in den andern Teilen, das Vorderflügelhauffeld verhält sich also gleich wie das des Hinterflügels.

Im weitem Verlauf der Umbildung werden die noch stärkern Schuppen feiner. Die über dem Haarbüschel befindlichen bleiben meist etwas breiter als die über dem Rand des Duftfeldes; ebenso sind die in der Nähe des Flügelrandes vorhandenen fast immer stärker als die übrigen (*Hymenitis gonussa* var. *zygia*, Fig. S).

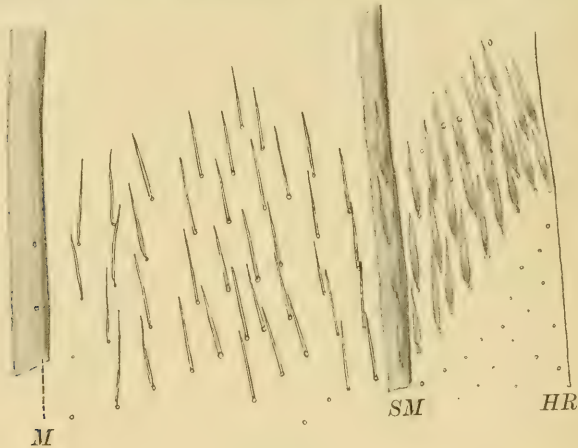


Fig. S.

Vorderflügelhauffeld von *Hymenitis gonussa* var. *zygia*. ♂.
Bezeichnung wie Fig. R.

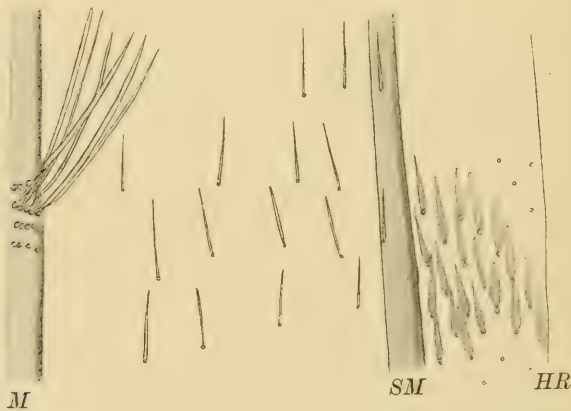


Fig. T.

Vorderflügelhauffeld von *Heterosais nephele*. ♂.
Bezeichnung wie Fig. R.

Bei *Heterosais* und *Dircenna* wird die Stellung der in der Umgebung des Duftfeldes äußerst fein und fadenförmig werdenden Schuppen viel dünner (Fig. T), und in den übrigen Teilen des Haftfeldes wird schließlich eine nahezu gleichmäßige feine Beschuppung erzielt.

Duftschuppen sind auf dem Haftfeld der Vorderflügel entgegen der Angabe von SCHATZ (1892), welcher diese feinen Schuppen für Duftschuppen hält, nicht vorhanden (vgl. S. 648).

VII. Funktion des Duftorgans.

Über die Art und Weise, wie sich die einzelnen Teile zum Gesamtorgan zusammensetzen, gibt der nach der Beschaffenheit der Flügelflächen konstruierte schematische Querschnitt durch die beiden Flügel in Flugstellung Aufschluß (Fig. U). Der Hinterflügel (*H*) enthält zwischen Costa (*C*) und Subcosta (*SC*) eine napfförmige Auswölbung nach unten, in welcher die großen, plattenförmigen Duftschuppen steil und dicht gepackt stehen. Unmittelbar hinter der Subcosta (*SC*) befindet sich das Borstenbüschel (*B*) (im Schnitt angedeutet durch eine in die Schnittebene projizierte Borste), welches schräg nach außen und vorn gerichtet ist und vom Vorderflügel derart auf das Duftfeld gedrückt wird, daß es dieses völlig deckt. Jener legt sich dabei in der Weise auf den Hinterflügel, daß die Submedia (*SM*) des erstern vor oder hinter die Subcostalader des letztern zu liegen kommt und der Vorderrand des Hinterflügels sich unmittelbar an die Medianader des Vorderflügels anschließt. Die Flügel liegen während des Fluges sehr dicht aufeinander, was sich in den Eindrücken des Vorderflügels über der Subcosta und der Costa des Hinterflügels kundgibt.

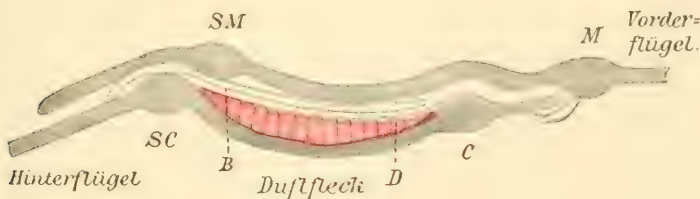


Fig. U.

Schematischer Querschnitt durch Vorder- und Hinterflügel, um zu zeigen, in welcher Weise beide den Abschluß des Duftorgans herbeiführen.

D Duftschuppen. *B* Borste. Sonstige Bezeichnung wie Fig. A.

In welcher Weise wirkt diese Einrichtung als Duftorgan? Die unter den Duftschnuppen gelegenen Zellen drüsiger Natur, die ILLIG (1902) und FREILING (1909) nachgewiesen haben, sondern das Duftsecret ab, welches durch den Stiel in das Innere der Schnuppe und durch feine Poren an die Oberfläche derselben tritt. Die durch den Vorderflügel auf das Duftfeld gedrückten Borsten nehmen das Secret zwischen sich auf und sammeln es an. Das ganze Organ wird während des Fluges durch die glatten und fein beschuppten Flächen des Haftfeldes dicht abgeschlossen, so daß trotz des Luftzuges, welcher durch den Flug für das Tier entsteht, kein oder nur ein äußerst geringer Secretverbrauch stattfindet. Der Abschluß erfolgt nach hinten durch die Borsten und den Hinterrand des Vorderflügels, nach vorn dadurch, daß sich der Innenrand des Hinterflügels dicht hinter die Medianader (*M*) des Vorderflügels legt und von deren langen, haarförmigen, nach hinten gerichteten Schnuppen umfaßt wird (Fig. T, *Heterosais nephela*).

Die Haftfeldflächen werden durch die sehr feinen, dünnen, nadelförmigen Schnuppen glatt und bewirken wie zwei polierte, gut aufeinanderpassende Flächen einen vollkommenen Abschluß, eine Funktion, die auch FRITZ MÜLLER annimmt und die schon daraus hervorgeht, daß die Schnuppen besonders dort, wo Näpfe und Rinnen auftreten, immer in der sich unmittelbar an das Duftfeld anschließenden Zone und der ihr auf dem Vorderflügel entsprechenden, fein ausgebildet sind, während auf dem letztern die der Vertiefung mit dem Duftfeld entsprechende Fläche gröbere Schnuppen aufweist (Fig. R). HAASE bezeichnet diese Komplexe als „Reibfelder“ und meint, daß sie durch Reiben auf den Duftflächen den Austritt des Secrets bewirken, eine Annahme, welche hier völlig ausgeschlossen ist, da diese Schnuppen mit den Duftschnuppen gar nicht in Berührung kommen, weil diese in Vertiefungen liegen; vielmehr glaube ich, daß es sich hier um Schnuppen handelt, welche sich, da sie für die Abschlußfunktion weniger in Betracht kommen, nicht in dem Grade an diese angepaßt haben wie die das Duftfeld umgebenden. Für eine Funktion als Duftschnuppen, welche SCHATZ annimmt, kommen diese Schnuppen nicht in Betracht, weil ihre Alveolen relativ klein sind, während diejenigen der Duftschnuppen, selbst der kleinsten, sich gerade durch ihre Größe auszeichnen.

In der Ruhe können die meist schmalen Vorder- und Hinterflügel dieselbe Lage zueinander bewahren wie während des Fluges; dann bleibt natürlich das Duftorgan in derselben Weise abge-

schlossen, oder der Hinterflügel wird neben den Vorderflügel nach vorn geschoben, so daß das Duftorgan zwischen beide zu liegen kommt. Es ist also auch in dieser Stellung nach außen abgeschlossen, wenn auch nicht so vollständig wie in der Flugstellung. Das ist auch nicht in so hohem Grade notwendig, weil während der Ruhe die Berührung mit der Luft in gleicher Zeit keine so intensive ist wie während des Fluges.

Die Entfaltung des Duftorgans erfolgt in der Weise, daß der Vorderflügel nach vorn, der Hinterflügel nach hinten gerückt wird. Sobald die Borsten frei werden, richten sie sich auf und stehen dann nahezu senkrecht zur Flügeloberfläche längs der Subcostalader. Bei aufgeweichten Stücken kann man sie leicht mit der Nadel in diese Stellung bringen. Während die Borsten in der Ruhelage dicht nebeneinander lagen und mit Secret befeuchtet wurden, berühren sie sich im aufgerichteten Zustande gar nicht oder nur wenig, so daß die Luft zwischen ihnen hindurchstreichen kann, wodurch eine intensive Verdunstung ermöglicht wird. Außerdem wird die Oberfläche des Duftfleckes durch das Aufrichten der Borsten frei, wodurch das Organ mit einer möglichst großen Fläche mit der Luft in Berührung gerät. In ähnlicher Weise wirken Organe, deren Duftfelder sich in einer napfartigen Vertiefung oder in einer Rinne befinden. Der Borstenbusch legt sich im Ruhezustand größtenteils in diese und gelangt so nicht nur auf seiner Unterseite, sondern auch seitlich mit den Duftscluppen in Berührung. Ein Teil des Büschels, welcher sich über den Napf legt, trägt zum bessern Abschluß bei. Die Entfaltung erfolgt in der schon erwähnten Weise.

Bei Formen, welche die Duftflecke und die Enden der Borsten in Falten bergen, sammelt sich das Secret in diesen an, wobei es durch den Zusammenschluß der Ränder natürlich noch mehr vor Verdunstung geschützt ist als in den oben besprochenen Fällen, und da eine Anzahl von den mit Secret behafteten Borsten durch den äußern Teil der Falte festgehalten wird, muß sich diese bei der Entfaltung des Organs erst erweitern und glätten, ehe sich jene aufrichten können. Wenn das Organ wieder in Ruhestellung zurückkehrt, legen sich die Haarbüschel in die mehr oder weniger geglättete Falte, worauf sie sich wieder schließt und vom Vorderflügel gedeckt wird.

VIII. Funktion des Hauffeldes.

Da sich das Hauffeld in so hohem Grade der Funktion des Duftorgans angepaßt hat, erhebt sich die Frage, in welcher Weise

es seiner eigentlichen Aufgabe, einen möglichst innigen Verband und ein gutes Zusammenwirken von Vorder- und Hinterflügel während des Fluges herbeizuführen, gerecht wird. Die Haftwirkung kommt durch den gegenseitigen Druck der Flügel in der Weise zustande, daß bei einem Schlag derselben nach unten der Vorderflügel durch seine Muskeln stärker in dieser Richtung als der Hinterflügel gezogen wird, während dieser beim Flügelschlag nach oben eine stärkere Muskelwirkung erfährt als jener. Sie erfolgt hauptsächlich auf die Adern; deshalb kommen diese während des Fluges aufeinander oder nahe zusammenzuliegen, gewöhnlich die Submedia (*SM*) des Vorderflügels (*V*) auf die Subcosta (*SC*) des Hinterflügels (*H*) (Fig. U, S. 647). Ein Abgleiten wird durch die an die Funktion des Haftfeldes angepaßten, starken, unsymmetrischen und gut befestigten Schuppen vermieden, welche besonders in der basalen Hälfte des Flügels zahlreich vorhanden sind, wo die Muskelwirkung mehr zur Geltung kommt als in den äußern Teilen. Werden jene fein und glatt oder fehlen sie nahezu vollständig, wie in der Umgebung der Duftorgane, so können sie dieser Funktion nicht mehr völlig gerecht werden. Die größere Fläche, welche das Haftfeld beim Vorhandensein eines Duftorgans umfaßt, bedeutet bis zu einem gewissen Grade einen Ersatz insofern, als ein Abgleiten weniger leicht erfolgt als bei einer schmalen. Bei den Neotropidenmännchen wird jedoch die Funktion der Haftfeldschuppen von den Borsten übernommen, welche sich durch gute Befestigung, schräg nach vorn gerichtete Stellung und unebene Oberfläche der Büschel dazu besonders eignen. Der Verband der Flügel kommt in der Weise zustande, daß die Borsten in kleine Vertiefungen der Vorderflügelmembran zu liegen kommen, welche vermutlich als Eindrücke der Borsten in der noch weichen Chitinmembran entstanden, als die frisch geschlüpften Tiere die Flügel zum Erhärten des Chitins ausgebreitet hatten. Die Haftwirkung ist jedoch, wenn sie ein gewisses Maß überschreitet, bei der Entfaltung des Duftorgans von Nachteil, weil sie das Verschieben der Flügel gegeneinander erschwert. Darauf scheint der Umstand zurückzuführen zu sein, daß die Schuppen des Vorderflügelhaftfeldes an der dem Borstenbüschel entsprechenden Stelle häufig (*Tithorea*, *Eutresis*, *Melinaea*) ganz oder teilweise fehlen, besonders wenn es in der Nähe des Grundes liegt, wo die starke Haftwirkung bei der Entfaltung des Organs leicht hinderlich wird, da die Haftflächen an der Basis des Flügels nicht so weit voneinander entfernt werden können wie in den äußern Teilen desselben.

Die Dufteinrichtungen der Neotropiden lassen sich denjenigen einordnen, welche HAASE (1888) als „zusammenwirkende“, in folgender Weise kennzeichnet:

„Aus einer besonderen Ausbildung und Vermehrung und engerer Gruppierung der Schuppen auf den sich im Fluge deckenden und zugleich übereinander reibenden Scheibenflächen an der Unterseite der Vorder- und der Oberseite der Hinterflügel entstehen komplizierte Dufteinrichtungen, die ich als „zusammenwirkende“ bezeichne. In nur wenigen einfacheren Fällen lassen sich Duftschuppenfelder auf den beiden erwähnten Flügelflächen nachweisen, wie z. B. bei *Euploea phaenareta* (SCHALL.), und ebenso selten treten diese Schuppen auf den Hinterflügeln zurück, wie bei der Nymphalidengattung *Ergolis* und bei *Euploea subg. Crastia*. Viel häufiger verkümmern dieselben vielmehr auf der Unterseite der Vorderflügel und gehen allmählich in die weniger charakteristischen Schuppen eines einfachen Reibfeldes über, bis sie endlich bei besonders stark entwickelten, vor allem bei in besondere Näpfe eingesenkten Duftschuppenmassen der Hinterflügel ganz verschwinden und ein durchaus schuppenloses, spiegelglattes Gleitfeld entsteht. Zwischen die aufeinander wirkenden Duftschuppenfelder schieben sich oft noch besondere, meist auf der Oberseite der Hinterflügel gelegene Strahlhaarbüschel oder auf der Unterseite der Vorderflügel entspringende Haarmähnen ein und erhöhen die Verflüchtigungsgeschwindigkeit des Riechstoffes.“

IX. Zur Phylogenie des Duftorgans.

FRITZ MÜLLER (1877) hat darauf hingewiesen, daß Duftflecke und Borstenbüschel unmöglich dem Urschmetterling zukommen konnten, weil sie bei entfernter stehenden Gruppen auf allen Teilen des Flügels, sowohl auf Ober- wie Unterseite, vorkommen, wodurch man zur Annahme gezwungen wäre, daß die ganze Flügelbeschuppung beim Urschmetterling aus Duftschuppen bestand, was durch das übereinstimmende Verhalten der Lepidopterenbeschuppung ausgeschlossen ist. „Was also in den entferntest stehenden Gruppen der Tagfalter diese Flecken und Haarbüschel Gemeinsames haben werden, wird, da es sich kaum auf gemeinsamen Ursprung zurückführen läßt, als Anpassung an die gleiche Verrichtung aufzufassen sein.“ Die Ausrüstung der Männchen mit eigentümlichen Schuppenflecken und Haarbüscheln hat sich erst später und unabhängig in den einzelnen Gruppen gebildet. Im Folgenden soll ein Versuch unternommen

werden, die Phylogenie des Duftorgans und die Veränderungen, die dieses auf den Flügeln hervorgebracht hat, in einer jener Gruppen, bei den Neotropiden, festzustellen.

a) Beschuppung.

1. Duftfeld.

Das Duftfeld, der wichtigste Teil des Duftorgans, muß sich naturgemäß zuerst gebildet haben durch Differenzierung aus den durch die ganze Familie beim Weibchen und auch beim *Tithorea*-Männchen gleichartigen und deshalb ursprünglichen Schuppen des Haftfeldes, was sich sowohl in gemeinsamen Merkmalen mit den Duftschuppen wie übereinstimmende Form (*Pteronymia tigranes*) kundgibt als auch in den wenigen Übergängen der ursprünglichen Haftfeldschuppen zu den Duftschuppen, soweit jene erhalten geblieben sind (*Tithorea*), die uns die verschiedenen Stufen der Umwandlung noch zeigen. Die niederste Organisationsstufe, bei welcher das Duftorgan nur aus einem Duftfleck besteht, ist in dieser Familie nicht mehr vorhanden, vielmehr gehört zu jedem Duftfleck ein Borstenbüschel.

2. Bortenbüschel.

Über die Entstehungsweise des Borstenbüschels sind keine Anhaltspunkte vorhanden, da keinerlei Übergänge zu den benachbarten Schuppen auftreten; seine Entwicklung scheint also überall abgeschlossen. Kürzere Borsten haben diese Eigenschaft lediglich deshalb, weil sie dem Außenrand näher stehen als die andern und nicht über die äußere Grenze des Duftfeldes hinauszuragen brauchen. Wie aus dem Verhalten von *Tithorea* hervorgeht, scheint die Bildung der Borsten schon vor sich gegangen zu sein, ehe die Umbildung der Haftfeldschuppen erfolgte.

3. Haftfeldschuppen.

Da die Borsten die wesentliche Funktion der Haftfeldschuppen übernahmen, können diese sich der Funktion des Duftorgans um so mehr anpassen, und daraus, daß diese Entwicklung noch nicht überall in gleichem Maße vorgeschritten ist, haben wir geschlossen, daß sie vom Rande des Duftfeldes ausgeht, wobei sie auch die Übergangsformen zur ursprünglichen Schuppenform des Haftfeldes verändert und immer weitere Kreise desselben in ihr Bereich zieht, bis es sich

schließlich vollständig aus langen, spitzen und feinen Schuppen zusammensetzt. Ebenso haben wir feststellen können, daß derselbe Umwandlungsprozeß im Haftfeld des Vorderflügels von der Stelle ausgeht, welche auf den Rand des Duftfeldes zu liegen kommt, und sich von hier aus in gleicher Weise wie auf dem Hinterflügel über das Haftfeld ausbreitet.

b) Geäder.

Das verschiedenartige Verhalten des Geäders im Hinterflügel läßt sich in folgender Weise erklären:

Ursprünglich haben die Neotropiden dieselbe breite Form des Hinterflügels besessen, wie sie bei *Tithorea*-Männchen und -Weibchen noch zum Ausdruck kommt. Als sich die mimetischen Schutzringe bildeten, an denen diese Familie fast durchweg beteiligt ist, trat nicht nur Übereinstimmung in Färbung und Zeichnung auf, sondern es bildeten sich Gruppen mit übereinstimmendem Flügelschnitt. Dabei erfuhr der Hinterflügel beinahe überall eine Verschmälerung, eine Änderung, die sich naturgemäß auch im Verlauf des Geäders äußern mußte. Sie konnte in der Weise erfolgen, daß alle Teile desselben proportional zusammenrückten, oder aber indem nur einzelne Flügelabschnitte von der Reduktion bzw. Verschiebung betroffen wurden. Der letzte Fall ist hier eingetreten. Sie bewirkte fast durchweg eine Verminderung des Abstandes der Medianader und der Subcosta. Erstere blieb samt ihren Ästen konstant, dagegen erfuhren die Discoidaladern in ihrer Gesamtausdehnung eine Reduktion, wobei die einzelnen Glieder je nach der Gattung in verschiedener Weise betroffen wurden, und ebenso erfuhr auch der Abstand von Subcosta und Costa in vielen Fällen eine Verminderung (vgl. S. 621, Satz 2). Dieser Prozeß hätte sich beim Männchen in derselben Weise abgespielt wie beim Weibchen, wenn das Duftorgan nicht vorhanden gewesen wäre. Sexualzüchtung wirkte der Naturzüchtung entgegen, indem sie das Duftorgan auf der Höhe seiner Funktion hielt, ja es unter Umständen vervollkommnete. Deshalb blieb beim Männchen die Flügelfläche, welche das Duftfeld trägt, erhalten oder erfuhr nur eine beschränkte Reduktion in Fällen, wo beim Weibchen eine Rückbildung der betreffenden Flügelfläche erfolgte (vgl. S. 621, Satz 2). Dann blieb aber auch um die Duftfelder ein breiter Rand erhalten, welcher vom Vorderflügel überdeckt, das Organ gegen die Luft abschloß und gegen unnötigen Verbrauch des Secrets schützte (vgl. S. 622, Satz 3 u. 4). Die nächst

dem Duftorgan gelegenen Teile waren also durch die Gegenwirkung der Sexualzüchtung vor der durch die Artzüchtung erstrebten Rückbildung geschützt. Sollte jene eine Verschmälerung der Flügelfläche herbeiführen, so mußte sie die weiter nach hinten gelegenen Discoidaladern verkürzen. Da aber der vordere Teil des Hinterflügels mit dem Duftorgan weiter unter den Vorderflügel geschoben ist als beim Weibchen, für die Mimikry aber nur der Gesamtflügelschnitt während des Fluges in Betracht kommt, hat die Reduktion im hintern Teil des Flügels beim Männchen nicht den Grad erreicht wie im vordern beim Weibchen (vgl. S. 622, Satz 6 u. 7).

Unabhängig von diesen Prozessen vollzieht sich noch ein dritter; er äußert sich durch die ganze Familie in dem Bestreben des Geaders, die Duftfelder möglichst eng und von allen Seiten zu umschließen (vgl. S. 621, Satz 2, Ausnahme), so daß alle Teile desselben, da die Adern die Träger der Tracheen und Blutbahnen sind, eine reichliche Nahrungszufuhr erfahren können, wodurch das Organ bei einer möglichst geringen Ausdehnung eine möglichst große Funktionsfähigkeit erreichen kann. Dieser Prozeß vollzieht sich um so leichter, als er dadurch, daß er eine Annäherung der Adern basal sowie distal vom Duftfleck bewirkt, das Bestreben der Artzüchtung, den Hinterflügel schmaler zu gestalten, bis zu einem gewissen Grad unterstützt.

c) Veränderungen der Flügelfläche.

Wenn die Haftfeldschuppen in der Richtung gezüchtet werden, daß sie den Abschluß des Duftorgans immer vollkommener gestalten, indem ihr Bau feiner und ihre Form lang und spitz wird, so wird ihre Entwicklung stillstehen, sobald sie an einer Stelle für diese Funktion nicht mehr in Betracht kommen. Wenn also ein Teil des Flügels, welcher aus Haftfeldschuppen besteht, in oder über eine in Bildung begriffene Vertiefung zu liegen kommt, wird sie sich überhaupt nicht mehr oder nicht mehr so schnell in der Richtung wie die andern Haftfeldschuppen verändern. Durch Vergleich der Schuppenform wäre man dann in der Lage, das Alter der Vertiefungen relativ festzustellen. Allein dem steht Folgendes entgegen:

1. Die Schuppen der Vertiefungen bestehen fast durchweg aus Duftschuppen, welche immer bis zum Rand der Ausbuchtung, oft sogar über diesen hinweg stehen, und gehen durch vereinzelte Übergangsformen fast unvermittelt in die feinen Haftfeldschuppen über.

2. Selbst wenn außer Duftschuppen noch andere in der Ver-

tiefung stehen, sind es nur wenige, und diese sind gewöhnlich nadel-förmig; allein der Schluß, den man daraus ziehen wollte, daß die Vertiefung relativ spät entstanden sei, ist unrichtig; weil die Umwandlung gerade am Rande des Duftfeldes zuerst erfolgt und ihr Ende so früh erreicht, daß wir in der Umgebung des Duftfeldes schon feine, haarförmige Schuppen haben, während diejenigen an den Rändern des Haftfeldes noch Spuren der ursprünglichen Schuppenform erkennen lassen. Selbst wenn also der Unterschied der Haftfeldschuppen in der Vertiefung und der angrenzenden Zone gering ist, kann die Vertiefung schon früh entstanden sein.

3. Für die Haftfeldschuppen, welche über der Vertiefung liegen, ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß sie sich noch in derselben Richtung wie die andern Haftfeldschuppen entwickeln; ihr Entwicklungsgang ist vielleicht nur langsamer als der der übrigen, so daß wir nur anzugeben vermögen, daß die Vertiefung in Entstehung begriffen war, bevor die über ihr befindliche Schuppenform erreicht war.

4. Außerdem ist die Haftwirkung des Borstenbüschels auch nicht ohne Einfluß auf die Gestaltung jener Schuppen, was aus dem Verhalten der Vorderflügelschuppen über dem basalen Duftfeld von *Tithorea* hervorgeht (vgl. S. 644 u. 650); die Verhältnisse werden also so kompliziert, daß sich sichere Schlüsse nicht ziehen lassen. Immerhin zeigt *Tithorea*, daß Vertiefungen schon entstehen können, ehe eine Umbildung der Haftfeldschuppen in spitze, nadelförmige begonnen hat.

Die Neotropiden bieten dem Systematiker vielfach Schwierigkeiten wegen der geringen Zahl ihrer Unterscheidungsmerkmale; sie werden auf Grund des Geäders des Hinterflügels in ein System gebracht, welches wegen seines Geschlechtsdimorphismus, der nicht überall in gleicher Weise auftritt, noch die besten Merkmale bietet. Da dieser, wie oben gezeigt wurde, mit dem Duftorgan in Zusammenhang steht, dürfte gerade die Beschaffenheit desselben für die Aufstellung des Systems eine Ergänzung bilden, und besonders dort, wo das Geäder eine Zwischenstellung zwischen 2 Gattungen einnimmt, kann die Zahl der Duftorgane, die Beschaffenheit der Flügelfläche und die Form der Duftschuppen über die Stellung im System den Ausschlag geben. So folgt aus der Beschaffenheit des Duftorgans, daß *Mechanitis*, *Scadu* und *Heteroscada*, welche ganz verschiedene Flügelfärbung und Größe aufweisen, im System zusammenzustellen sind. Auch die von HAENSCH (1903) vollzogene Trennung

der *Miraleria cymothoe* von der Gattung *Ithomia* auf Grund abweichenden Geäders läßt sich durch das Verhalten des Duftorgans rechtfertigen. Ebenso folgt aus dem mit den Ithomien übereinstimmenden Duftorgan der frühern *Dircenna abendrothi*, daß sie zu jener Gattung gestellt werden muß.

Literaturverzeichnis.

- BATES, HENRY WALTER, Contributions to an Insect fauna of the Amazon valley. Lepidoptera; Heliconida, in: Trans. Linn. Soc. London, Vol. 23.
- MÜLLER, FRITZ, Ueber Haarpinsel, Filzflecken und ähnliche Gebilde auf den Flügeln männlicher Schmetterlinge, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 11, 1877.
- , Beobachtungen an brasilianischen Schmetterlingen, in: Kosmos, Vol. 1, 1877.
- , Ithuno und Thyridia, *ibid.*, Vol. 5, 1881.
- WEISMANN, A., Ueber Duftschnuppen, in: Zool. Anz., Jg. 1879.
- SCHNEIDER, R., Die Schnuppen aus den verschiedenen Flügel- und Körperteilen der Lepidopteren, in: Ztschr. Naturw., Vol. 51, 1878.
- AURIVILLIUS, CHRISTOPHER, Ueber sekundäre Geschlechtscharaktere nordischer Falter, in: Bihang Svenska Vet. Akad. Handl., Vol. 5, 1880.
- HAASE, ERICH, Duftapparate indoaustralischer Schmetterlinge, in: Korresp.-Bl. entomol. Ver. Iris. Dresden, No. 3, 1886; No. 4, 1887; No. 5, 1888.
- STAUDINGER, O. u. E. SCHATZ, Exotische Schmetterlinge, 1892.
- HAASE, ERICH, Untersuchungen über die Mimicry auf Grundlage eines natürlichen Systems der Papilioniden, Stuttgart, 1893.
- SPULER, ARNOLD, Beitrag zur Kenntnis des feinen Baues und der Phylogenie der Flügelbedeckung der Schmetterlinge, in: Zool. Jahrb., Vol. 8, Syst., 1895.
- KÖHLER, FRANZ, Die Duftschnuppen der Gattung *Lycaena* auf ihre Phylogenie untersucht, *ibid.*, Vol. 13, Syst., 1900.
- POULTON, Essays on evolution 1889—1907, Oxford 1908.
- ILLIG, KARL GOTTWALT, Duftorgane der männlichen Schmetterlinge, in: Zoologica, Vol. 15, 1902 (s. hier ausführl. Literaturverzeichnis über Duft Einrichtungen männl. Schmetterlinge).
- HAENSCH, RICH., Die Ithomiinen (Neotropiden) meiner Ecuador-Reise, in: Berlin. entomol. Ztschr., Vol. 48, 1903.
- WEISMANN, A., Vorträge über Descendenz-Theorie, Jena 1904.
- FREILING, H., Duftorgane der weiblichen Schmetterlinge nebst Beitrag zur Kenntnis der Sinnesorgane auf dem Schmetterlingsflügel und Duftpinsel von Danais und Euploea, in: Z. wiss. Zool., Vol. 92, 1908.

Erklärung der Abbildungen.

<i>D</i> Duftschuppen	<i>B</i> Borste
<i>KD</i> keulenförmige Duftschuppe	<i>C</i> Costalader
<i>ÜbS</i> Übergangsschuppe	<i>SC</i> Subcostalader
<i>H</i> Schuppen des Haftfeldes	<i>st</i> Stiel der Schuppe

Tafel 35.

- Fig. 1. Duftfeld von *Mechanitis lycidice*.
 Fig. 2. Duftfeld von *Ithomia abendrothi*.
 Fig. 3. Basales Duftfeld von *Hymenitis gonussa* var. *zygia*.

Tafel 36.

- Fig. 4. Duftfelder von *Hypoleria rhene*. a basales, b äußeres Feld.
 Fig. 5. Duftfelder von *Heterosais nephela*. a basales, b äußeres Feld.

Tafel 37.

Duftschuppen von:

- Fig. 6. *Tilhorea cuparina* var. *melanina*, a des basalen Duftfeldes, b des äußern Feldes.
 Fig. 7. *Melinaea egina*, a des basalen, b des äußern Duftfeldes.
 Fig. 8. *Methona themisto*.
 Fig. 9. *Thyridia psidii*.
 Fig. 10. *Ithomia abendrothi*.
 Fig. 11. *Pseudoscada timna*.
 Fig. 12. *Miraleria cymothoe*, a des basalen, b des äußern Duftfeldes.

Fig. 13. *Dircenna klugii*, a des basalen, b des äußern Duftfeldes.

Fig. 14. *Mechanitis lycidice*, a flache Schuppen, zwischen Costa und Subcosta, b keulenförmige auf Costa und Subcosta.

Fig. 15. *Pteronymia tigranes*, a Schuppe aus dem basalen Teil der Rinne, b aus dem äußern.

Tafel 38.

Fig. 16. *Ceratinia statilla*, a Schuppe aus dem basalen Teil der Falte, b aus dem äußern.

Fig. 17. *Ceratinia cantobrica*.

Fig. 18. *Napeogenes pharo*, a vom basalen Teil der Falte, b vom äußern.

Fig. 19. *Hypoleria rhene*, a des basalen Feldes, b des äußern.

Fig. 20. *Heterosais nephele*, a des basalen Duftfeldes, b des äußern.

Fig. 21. *Hymenitis gonussa* var. *zygia*, a des basalen, b des äußern Duftfeldes.

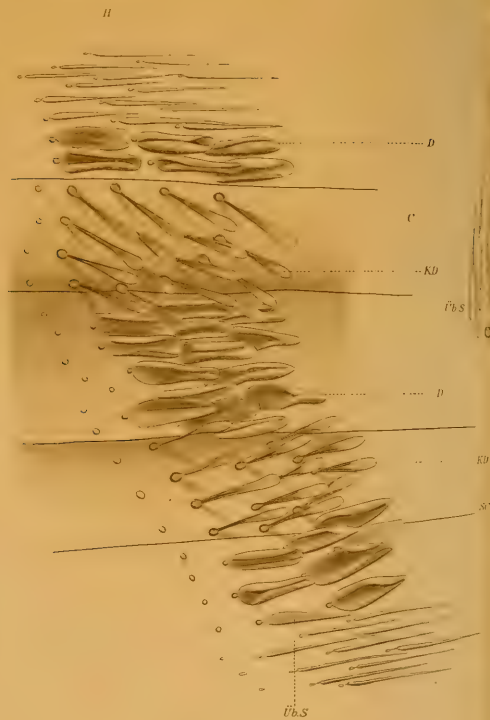


Fig. 1.

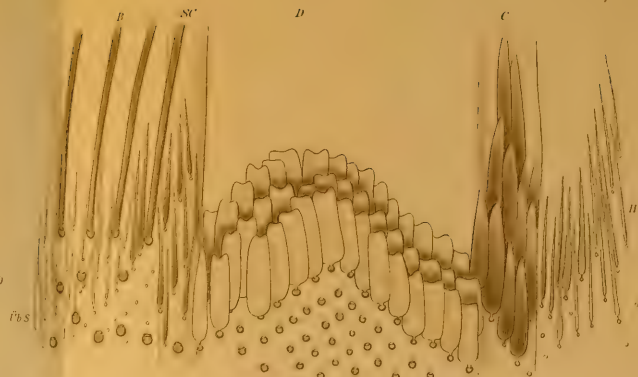


Fig. 2.

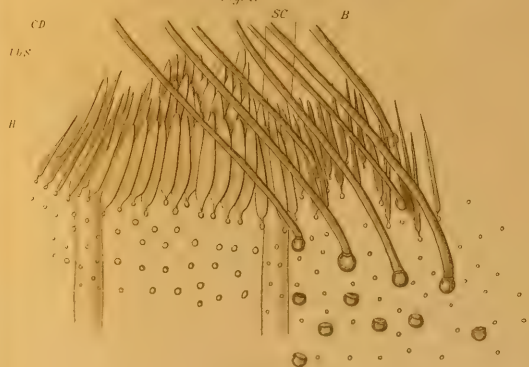


Fig. 3.

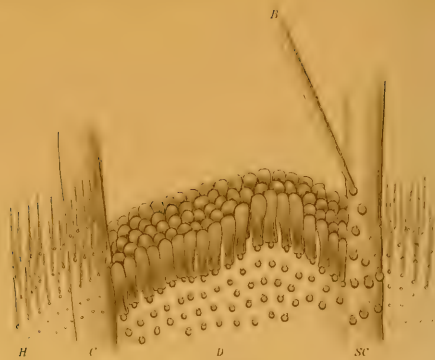


Fig. 4a.

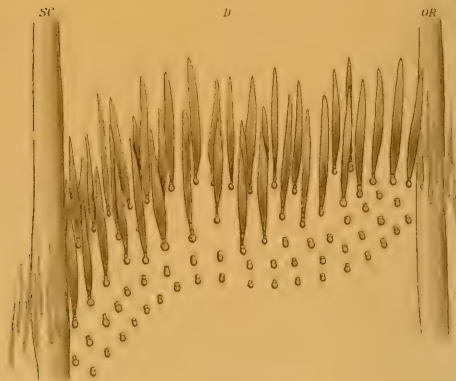


Fig. 4b.

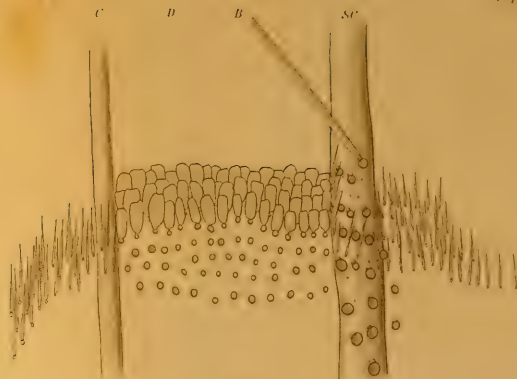


Fig. 5a.

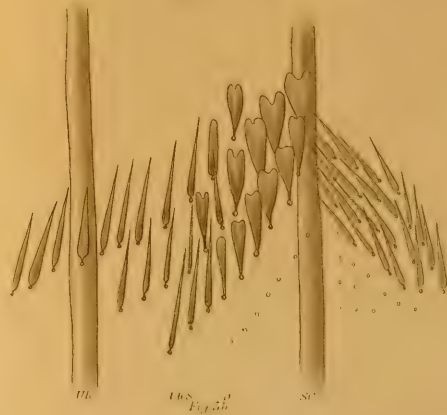


Fig. 5b.

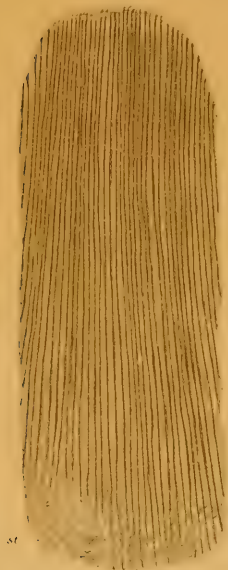


Fig. 6a



Fig. 6b

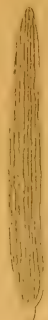


Fig. 8



Fig. 9

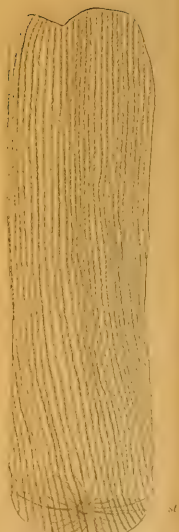


Fig. 7a



Fig. 7b



Fig. 10



Fig. 10a



Fig. 11

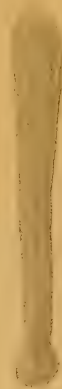


Fig. 11a

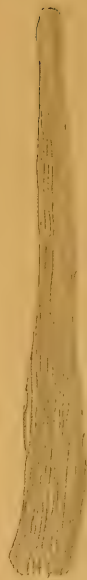


Fig. 12a

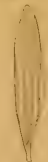


Fig. 12b



Fig. 13a



Fig. 13b



Fig. 13c

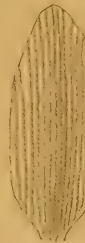


Fig. 15b



Fig. 16a.



Fig. 16b.



Fig. 17.

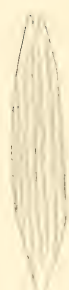


Fig. 18a.



Fig. 18b.



Fig. 19a.



Fig. 19b.

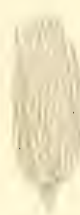


Fig. 20a.



Fig. 20b.



Fig. 21a.



Fig. 21b.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Zur Anatomie der vegetativen Organe der Rhinophiden.

Von

L. Baumeister, Basel.

Mit Tafel 39 und 12 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Vorliegende Studie mag als Ergänzung zu meiner frühern Arbeit „Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Rhinophiden“ (1) aufgefaßt werden und verfolgt die Absicht, die von PETERS in „De Serpente familia Uropeltaceorum“ (4) entworfene, aber nur wenig über den Rahmen eines Schemas hinausreichende Anatomie dieser seltenen und daher nur wenig bekannten Schlangenfamilie auszubauen und zu vervollständigen. Der Versuch durfte um so eher gewagt werden, als PETERS seiner Arbeit die Verhältnisse von *Rhinophis blythii* und *Rhinophis oxyrhynchus* zugrunde legt, während meine Untersuchungen die innern Organe von *Rhinophis planiceps* und *Rhinophis trevelyanus* betreffen.

Zum Studium der makroskopischen Verhältnisse benützte ich einige erwachsene, in Chromsäure fixierte Tiere von 15—27 cm Länge. Die feinem Verhältnisse suchte ich an Schnittserien durch reife Embryonen von ca. 7 cm Länge festzustellen.

I. Die Verdauungsorgane.

1. Äußere Gliederung des Darmes.

Der Darm durchzieht in der Regel den Körper als ein gestrecktes Rohr. Seine Länge kommt daher der Körperlänge nahezu

gleich. Er gliedert sich in den aus Mundhöhle, Ösophagus und Magen bestehenden Vorderdarm, in den kurzen, gestreckten Mittel- oder Dünndarm und in einen mehr oder weniger differenzierten Enddarm.

Infolge der Kleinheit des Schädels ist die Mundhöhle sehr eng und verliert durch Verwachsung der Kopfknochen (speziell der Gesichtsknochen zu einem starren Bohrschädel) die Fähigkeit, sich zu erweitern. Die Bezahnung ist gering: sie beschränkt sich in jeder Kieferhälfte auf 7 Zähne, die allerdings durch 3 Ersatzreihen erneuert werden können. Dafür ist die Mundhöhle mit einem wohlentwickelten, besondern Funktionen dienstbar gemachten Drüsenapparat versehen (s. 1. Drüsen der Mundhöhle). Mächtige Drüsenpolster ziehen den Lippenrändern entlang, erfüllen die Wangengegend und dringen selbst in die Augenhöhlen ein und unterstützen durch Absonderung reichlicher Secretmengen nicht allein die Verdauung, sondern erleichtern auch die Bohrarbeit des Kopfes.

Der Ösophagus (Fig. A u. B) ist sehr lang. Er beansprucht etwa die Hälfte der gesamten Darmlänge. Hinter dem Schlundkopf ist er stark verengt und offenbar wenig dehnbar. Nach hinten wird sein Lumen weiter und seine Wandung stärker. Unterhalb der Körpermitte führt er ganz allmählich in den nur wenig aufgetriebenen Magen über.

Der Magen (Fig. A u. B), eine, wie erwähnt, äußerlich nur wenig differenzierte Anschwellung des Verdauungsrohres, ist mit Sicherheit nur an seinem hintern Ende zu erkennen, wo eine tiefe Einschnürung die Lage der Valvula pylorica bezeichnet. Der Übergang des Vorderdarms in den Mitteldarm wird von der Bauchspeicheldrüse überlagert (Fig. A, B, E).

Der auffallend kurze und gestreckt verlaufende Dünndarm beginnt mit einer leichten Anschwellung und zieht dann in gleichbleibender Dicke zum Enddarm. Bei *Rhinophis planiceps* fand ich ihn immer gestreckt. Bei einem *Rhinophis trevelyanus* war aber die mittlere Partie mit ziemlich eng aufeinanderfolgenden Einschnürungen versehen, wodurch oberflächlich eine dichte Schlängelung angedeutet wurde (Fig. G). Ähnliche Schlängelungen zeichnet PETERS bei *Rhinophis blythii* und *Rhinophis oxyrhynchus* (4). Eigentliche Darmschlingen zeigte jedoch keines der ausgewachsenen Tiere. Um so mehr ist zu beachten, daß der Dünndarm der jungen Tiere in eine deutliche Schlinge gelegt ist. Die Grenze zwischen Mitteldarm und Enddarm ist scharf ausgeprägt, weil ersterer nicht zentrisch, sondern etwas

seitlich am vordern Ende des letztern ansetzt und dadurch die Bildung eines kurzen, ca. 1 mm langen Blindsackes bedingt.

Der Dickdarm (Fig. A, B, D, G) ist kurz, stark aufgetrieben und geht im allgemeinen allmählich in die Cloake über. So sind die Verhältnisse bei *Rhinophis blythii*, *oxyrhynchus* und *planiceps* (Fig. A, B). Größerer Variation fähig ist dagegen dieser Darmabschnitt bei *Rhinophis trevelyanus*. Hier wird eine Gliederung des Enddarmes in Dickdarm und Rectum angestrebt und auch mehr oder weniger vollkommen erreicht. So konnte ich bei 4 von mir untersuchten Exemplaren 3 verschiedene Stadien der Ausbildung des Dickdarms unterscheiden. Bei 2 Tieren ging der Enddarm wie bei *Rhinophis planiceps* ohne weitere äußerlich oder innerlich wahrnehmbare Gliederung in die Cloake über. Ein drittes Tier aber zeigte ein deutlich vom Rectum abgesetztes Colon (Fig. G) von 1,7 cm Länge. Sein vorderes Ende bildet den bekannten kurzen Blindsack, der sich aber im Gegensatz zur Norm an der linken Darmwand ausstülpte. Sein hinteres Ende wurde durch eine Hautverdickung sichtbar gemacht, welche, als wulstiger Lappen am Rectum ansetzend, sich allmählich verlierend der rechten Seite des Dickdarms entlang zog. Zur höchsten Ausbildung brachte es endlich ein *Rhinophis trevelyanus* von 27 cm Länge (Fig. D). Hier kam es zur völligen Gliederung in Dickdarm und Rectum. Ersterer war 2 cm lang, stark aufgetrieben und von braunem Sande prall erfüllt. Auf der rechten Seite verlief eine Längsfurche, an welcher einige Querfurchen ihren Ursprung nahmen. Das Rectum, bedeutend dünner, entsprang der rechten Dickdarmwand, wandte sich in scharfer Krümmung nach hinten und zog zur Cloake.

Der Cloacalraum (Fig. J) ist von konischer Gestalt. Seine Öffnung wird durch die beiden großen Präanalschuppen verdeckt. Auf seiner dorsalen Wand befinden sich beim Männchen die Urogenitalpapillen, beim Weibchen die Harnpapillen. Die MÜLLER'schen Gänge münden nahezu dorsal zu beiden Seiten der Harnpapillen.

Hinter der Mündung der Urogenitalwege liegt die unpaare rundliche Analdrüse (Fig. J). Sie ist bei beiden Geschlechtern wohl ausgebildet. Ihr Ausführgang konnte jedoch nicht aufgefunden werden. Zu beiden Seiten der Analöffnung münden die drüsig ausgebildeten Ausführgänge der großen Analsäcke.

Fig. A u B. *Rhinophis planiceps*. Situs viscerum zweier Männchen. Die einzelnen Organe sind etwas auseinandergelegt.
Buchstabenerklärung für sämtliche Textfiguren s. bei Erklärung der Abbildungen am Schlusse dieser Arbeit.

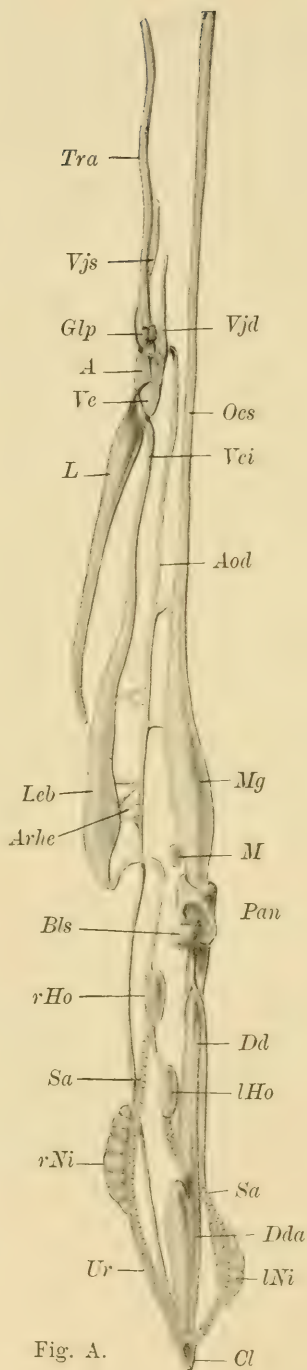


Fig. A.

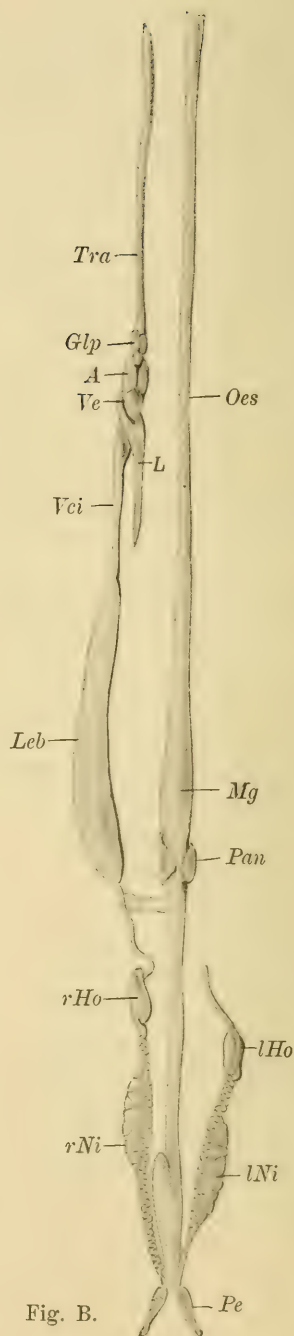


Fig. B.



Fig. C.

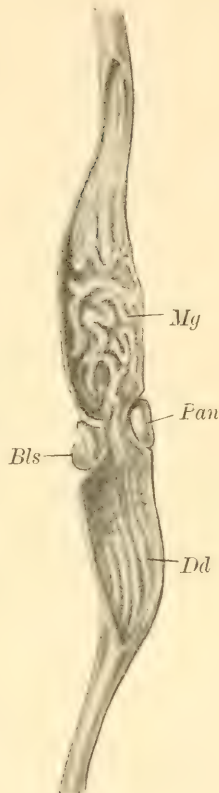


Fig. E.



Fig. F.

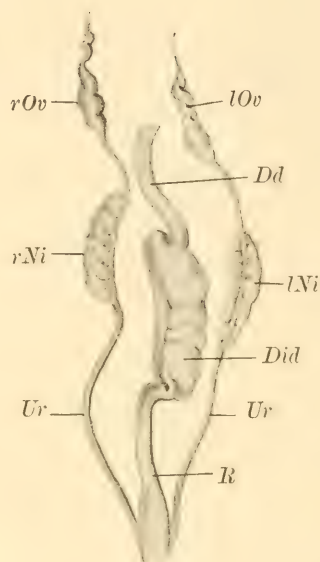


Fig. D.

Fig. C. *Rhinophis planiceps*.
Verdaunungstractus geöffnet.

Fig. D. *Rhinophis trevelyanus*.
Enddarm u. Urogenitalapparat eines
Weibchens.

Fig. E. *Rhinophis trevelyanus*.
Magen und Anfang des Dünndarms
geöffnet.

Fig. F. *Rhinophis trevelyanus*.
Enddarm geöffnet.

2. Innere Auskleidung des Darmes.

Die feinen Fältchen der Mundhöhlenschleimhaut gehen im Ösophagus in 6—8 durch breite Zwischenräume voneinander geschiedene Längsfalten über und ziehen, ohne sich untereinander zu verbinden, gegen den Magen (Fig. C). Dieser selbst wird daran erkannt, daß einige der Falten dicker werden, während andere verschwinden. Die restierenden Falten wachsen bei *Rhinophis planiceps* rasch auf die 4fache Dicke an und verlaufen in scharfen Zickzacklinien nach hinten (Fig. C). Dieser Teil des Magens entspricht dem Fundus. Drüsen scheinen ihm zu fehlen. Nach hinten verengert sich der Magen durch eine starke Einschnürung der Darmwand. Die Schleimhautfalten werden daher wieder schwächer, strecken sich und enden an der Grenze von Magen und Dünndarm. Dieser kurze Abschnitt entspricht der Pars pylorica. Die Falten des Pylorus sind von zahlreichen Crypten durchsetzt, in welche die flaschenförmigen Pylorusdrüsen eingebettet sind. Der Abschluß gegen den Dünndarm wird durch die einen transversal gestellten Ringwulst bildende Pylorusklappe vermittelt.

Deutlicher ausgeprägt ist der Magen eines *Rhinophis trevelyanus* (Fig. E). Hier verschwinden die meisten Ösophagusfalten kurz vor Beginn des Fundus. Nur 2 Falten erreichen diesen und vereinen sich zu einem Ringwulste. Die Fundusfalten sind außerordentlich dick und bedecken mit ihren Krümmungen und Windungen die ganze Oberfläche. Da und dort zieht eine breite Verbindungsbrücke von Falte zu Falte, oder es dringt ein jochartiger Vorsprung zwischen die Schenkel der Krümmen hinein. Der kurze Pylorusteil sticht mit seiner glatten Oberfläche stark gegen den Fundus ab. Nur einzelne undeutliche Erhebungen bringen etwas Relief in seine Fläche.

Betrachten wir den betreffenden Darmabschnitt einiger anderer Schlangenformen, so finden wir z. B. bei *Tropidonotus natrix* den Magen ebenfalls von Längsfalten durchzogen, von denen sich die beiden ventral gelegenen durch besondere Mächtigkeit auszeichnen. Fundus und Pylorus sind deutlich voneinander geschieden durch Ausbildung eines Ringwulstes zwischen beiden Magenabteilen. Der Pylorus zeigt eine feine Längsstreifung. Auch *Coronella laevis* besitzt einen dickwandigen, durch 6—8 breite Längsfalten verstärkten Fundus. Auch er erhält durch 2 starkwellige Falten ein besonderes Gepräge. Der Pylorus ist dem der Ringelnatter ähnlich. Außerordentlich lang ist der Pylorusteil bei *Typhlops mülleri*.

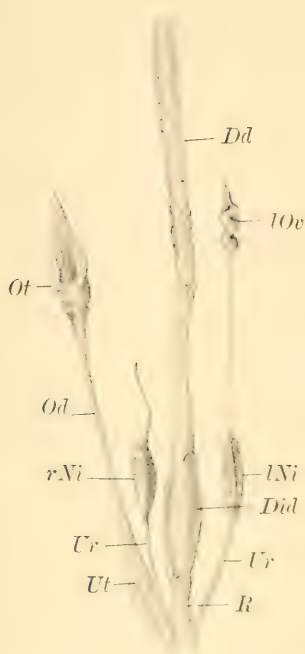


Fig. G.

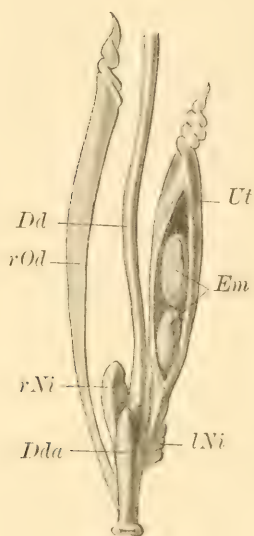


Fig. H.

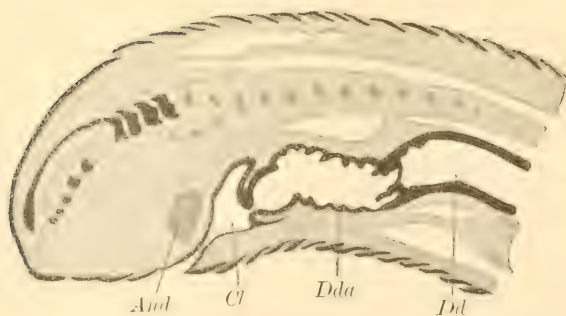


Fig. J.

Fig. G. *Rhinophis trevelyantus*. Enddarm und Urogenitalsystem eines Weibchens. Der rechte Uterus ist mißgebildet, der linke fehlt.

Fig. H. *Rhinophis planiceps*. Enddarm u. Eileiter eines trächtigen Weibchens.

Fig. J. *Rhinophis planiceps*. Medianer Längsschnitt durch das Schwanzende eines 7 cm langen Embryos.

Er erreicht die Länge des Fundus und ist schon äußerlich gut zu erkennen. Vier mächtige Längsfalten springen in sein Lumen vor, während die Zwischenräume sich in ein System sehr feiner Fältchen auflösen. Der Fundus zeigt die typischen in auf- und absteigenden Krümmen verlaufenden Längsfalten.

Ein anderes Bild zeigt die Schleimhaut des Dünndarms. Jen-
seits der Pylorusklappe hört die Faltenbildung plötzlich auf. Dafür ist die Dünndarmwand von der Mündung des Gallenganges weg dicht mit kleinen, alternierenden Läppchen besetzt. Zwischenräume sind auf einer 1 cm langen Strecke nicht zu erkennen. Die Läppchen sind bald ausgesprochen dreieckig mit breiter Basis, bald sind sie rundlich und lassen mehr oder weniger deutlich eine quere Reihenstellung erkennen. Nach hinten werden die Läppchen schmaler und kürzer. Die Querreihen lösen sich allmählich auf und ordnen sich zu Längsreihen an. Die Abstände der einzelnen Lappen werden geringer, und im letzten Drittel des Dünndarms schließen sich die Läppchen wieder zu 6—8 Längsfalten zusammen, um in kurzen Schlingelungen zum Dickdarm zu ziehen.

Ähnlich verhält sich auch der Dünndarm bei *Typhlops*. Die den vordern Teil besetzenden breiten Läppchen strecken sich und gehen ziemlich unvermittelt in ein System kräftiger Längsfalten über. Bei *Tropidonotus* und *Coronella* aber ist der Dünndarm in seiner ganzen Ausdehnung mit dicht gedrängten Längsfalten ausgekleidet. Diese verlaufen bald gestreckt und parallel, bald in starken Krümmungen; bald sind sie gleichmäßig dick, bald schwellen sie ungleichmäßig an.

Der Enddarm endlich entbehrt im allgemeinen einer Vergrößerung der Schleimhautoberfläche durch Faltenbildung. Glatt schmiegt sich die Mucosa an die äußern Wandschichten an. Da und dort wird durch schwache, zirkulärverlaufende Erhebungen eine Oberflächenvergrößerung angestrebt. So weist das Colon eines *Rhinophis trevelyani* (Fig. F) neben einer schon äußerlich wahrnehmbaren Längsfurche, die als Wulst ins Lumen vorspringt, einige Querleisten auf. Ein ähnliches Verhalten zeigt auch *Typhlops*, während der Dickdarm von *Tropidonotus* von Längsfalten durchzogen wird und das Rectum ausgeprägte Transversalfalten zeigt.

Zum Schlusse mag auf die eigentümlichen Längenverhältnisse der einzelnen Darmstrecken hingewiesen werden. Der Vorderdarm, Ösophagus und Magen nehmen 2 Drittel der Darmlänge ein; Dünndarm und Enddarm zusammen begnügen sich mit 1 Drittel. Der Ösophagus allein beansprucht mehr als die Hälfte des gesamten Darmrohres,

während auf den Dünndarm nur 1 Viertel zu rechnen ist. Spricht ein kurzes Darmrohr auch für einen primitiven Zustand dieser Schlangen, so muß hier doch eine sekundäre Reduktion der Darmlänge infolge von Anpassung an Nahrungsverhältnisse angenommen werden. Wahrscheinlich geschieht die Nahrungsaufnahme ähnlich wie beim Regenwurm, indem sich das Tier sozusagen durch das Erdreich hindurch frißt. So scheint es von Vorteil, wenn das Darmrohr möglichst gestreckt ist, der dünne Mitteldarm aller Krümmungen und Schlingen entbehrt, die ein Ablagern von scharfen Erdpartikeln und Sandkörnern begünstigen, und lange Blindsäcke vermieden werden. Die Krümmungen des Dünndarms, welche bei erwachsenen Formen bloß angedeutet sind, bei jungen noch regelmäßig auftreten, weisen wohl darauf hin, daß das Darmsystem der Rhinophiden wohl erst im Laufe der Zeit seinen scheinbar primitiven Zustand erreicht hat.

3. Anhangsorgane des Darmkanals.

a) Leber. Die Leber stellt beim ausgewachsenen Tier ein einlappiges Organ dar und stimmt nach Form und Lage mit der Leber der Ringelnatter überein (Fig. A, B). Sie beginnt in beträchtlicher Entfernung von der Herzspitze und zieht nach hinten stetig an Umfang zunehmend dem Vorderdarm entlang bis zum Beginn des Dünndarms. Sie liegt der Darmwand so dicht an, daß ihre Innenseite eine breite Rinne bildet, während sich die Außenseite konvex nach außen wölbt. In der Rinne verläuft die aus der Vena omphalo-mesenterica hervorgegangene Vena porta. An ihr setzt die Serosa an, umschließt als feine Hülle das ganze Organ und bildet, indem sie sich zum Teil um die Leber herumschlägt, wie bei der Ringelnatter, einen serösen Sack. Die Leberoberfläche, bei jungen Tieren ganz glatt, weist mit zunehmendem Alter unregelmäßige Querfurchen und Längswülste auf und scheint unregelmäßige Lappenbildung anzustreben.

Unter dem Mikroskope zeigt die ganze Drüsenmasse der jungen Rhinophidenleber ein durchaus homogenes Gepräge. Die Leberschläuche sind so eng ineinander verflochten, daß ihr Verlauf nicht verfolgt werden kann. Immerhin erkennt man da und dort die feinen Lumina der Gallengänge, um welche sich die hellen, mit großen Kernen versehenen Epithelzellen lagern. Zwischen den Schläuchen dehnt sich das verzweigte Netzwerk der Lebergefäße aus. Diese leiten als Venae advehentes und revehentes das Blut durch

das ganze Organ. Am hintern Ende sammeln sich die Gallengänge zu größern Gefäßen, fließen an der Einmündung der Vena porta zum Ductus hepaticus zusammen und führen, der Blutbahn folgend, ihr Secret der Gallenblase und dem Darne zu.

b) *Pancreas* und Gallenblase. Bemerkenswert sind Lage und Gestalt der Bauchspeicheldrüse. Sie liegt dicht am caudalen Ende der Leber, besteht aber nicht wie bei der Ringelnatter aus einer länglich ovalen Drüse, deren Längsdurchmesser dem Darmrohr parallel läuft, sondern bildet einen querliegenden Lappen, der den Darm an der Grenze von Pylorus und Dünndarm von der Dorsalseite her manschettenartig umfaßt und dessen abgerundete Enden sich auf der Ventralseite nähern (Fig. A, B, E). Ihre mittlere Partie ist flach und dünn, gleichsam die Verbindung zwischen den dickern seitlichen Partien herstellend und erinnert noch an die ursprünglich doppelte Anlage des Organs; oft ist sie außerdem noch muldenartig eingesenkt durch den Druck der auf ihr lastenden Gallenblase. Ihre Oberfläche ist meist glatt, doch kann sie auch durch höckerige Anschwellungen ein traubiges Aussehen erhalten.

Schon beim reifen Embryo erscheint das *Pancreas* als ein querer, den Darm von der rechten Seite her umfassender Lappen. Seine Struktur ist noch dichter als jene der Leber und läßt die einzelnen Drüsenschläuche noch schwerer erkennen. Durch seinen ventralen Lappen führt der kurze, aber ziemlich weite Ductus pancreaticus nach dem Dünndarm. Vor seiner Mündung vereinigt er sich mit den vom untern Blasenteil kommenden Gallengängen und öffnet sich dann dicht hinter der Valvula pylorica in den Dünndarm.

Die Gallenblase ist relativ sehr umfangreich, von birnförmiger Gestalt und mit einem schönen Epithel ausgekleidet. Sie liegt außerhalb des *Pancreas*, doch wird sie mit zunehmendem Wachstum mehr und mehr an dieses herangedrückt, ja teilweise in dasselbe hineingebettet. Ihr Innenraum ist von klarer, hellbrauner Galle erfüllt. Wie schon beschrieben, sammelt der Ductus hepaticus die Galle aus verschiedenen Gängen am Hinterende der Leber, zieht hierauf zur Gallenblase hinüber und legt sich um deren Wandung herum. Bevor er sich zum *Pancreas* wendet, sendet er einen kurzen Ductus hepato-cysticus nach der Blase und durchsetzt endlich die Masse der Bauchspeicheldrüse als Ductus hepato-entericus. Am schmalen Ende der Blase sammelt sich die Galle in 4—5 kurzen Ductus cystici. Diese vereinen sich zum Ductus choledochus und treffen nahe der Darmwand mit dem Ductus pancreaticus zusammen (Fig. K).

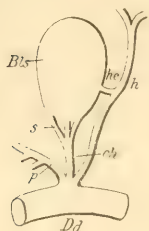


Fig. K.

*Rhinophis planiceps.*Ausführung
der Gallenwege.

c) Milz: Die Milz, von PETERS als eiförmiges Körperchen beschrieben, ist von so geringer Größe, daß sie selbst bei erwachsenen Tieren nur schwer gefunden werden kann (Fig. A). Sie hängt im Bindegewebe zwischen Leber und Pancreas, ist aber wie bei *Boa* von letzterer entfernt. Beim jungen Tier lagert sie der Darmwand direkt an. Sie ist von kugliger Gestalt. Ihr Durchmesser mag kaum $\frac{1}{2}$ mm betragen. Sie ist von einer zähen Haut umschlossen und von so festem Gefüge, daß ich von einer nähern Beschreibung absehen muß. An ihr vorbei führt die Vena cava dextra, während ein Zweig der Arteria mesenterica in ihrem Gewebe verschwindet.

II. Die Atmungsorgane.

1. Kehlkopf. Der das vordere Ende der Luftröhre bildende Kehlkopf zeichnet sich trotz der Einfachheit des Baues durch seine eigentümliche Lage aus. Die der Ventralseite des Körpers entlang führende Trachea erhebt sich nämlich an der Zungenwurzel, steigt über diese und um die hier ansetzende Zungenscheide empor und ragt als Kehlkopf frei in die Gaumenhöhle hinauf, wo er von dem Palatinum und den an ihm ansetzenden seitlichen Knorpelspangen umschlossen wird. Zwei pyramidenförmige Knorpelstücke, die Cartilagines arytaenoideae, flankieren die Stimmritze. Sie erheben sich vom Rande eines schmalen, allseitig geschlossenen Knorpelringes, der Cartilago cricoidea. Auf den Ringknorpel folgen die gewöhnlichen Trachealringe (Fig. L).

Auf einem ganz jugendlichen Stadium zeigt der Kehlkopf folgende Verhältnisse: Der noch häutige Kehlkopf strebt über die Zungenscheide empor und verschließt als pfropfenartiger Wulst die Gaumenhöhle. Links und rechts von der noch nicht durchgebrochenen Stimmritze erscheinen zwei rundliche Knorpelkerne als Anlage der Gießbeckenknorpel. Hinter diesen liegt auf der Unterseite der Luftröhre eine kurze Knorpelspange. Zwei laterale Knorpelspangen verbinden das Basalstück mit dem Hinterrande der Gießbeckenknorpel.

Durch Verschmelzung dieser drei Knorpelstücke entsteht der Ringknorpel. Nun folgen die Trachealringe in Form von dorsal offenen Knorpelspangen. Unter sich treten sie durch laterale Fortsätze in Verbindung. Diese Verbindungsstücke entsprechen den Cartilagines laterales der übrigen Reptilien. Sie fallen im Laufe der Entwicklung der Degeneration anheim.

An das Knorpelgerüst des Kehlkopfes setzt sich die übliche Muskulatur, bestehend aus dem Erweiterer, dem Aufheber und dem Herabzieher des Kehlkopfes (Fig. L).

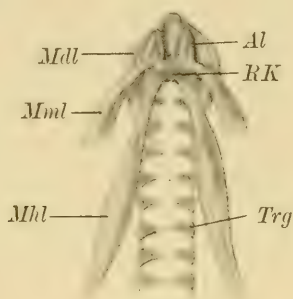


Fig. L.

Rhinophis planiceps. Rekonstruktion des Kehlkopfes nach Querschnitten.

Der Musculus dilatator laryngis inseriert an den Außenflächen der Gießkannenknorpel, legt sich als breiter Wulst um den Kehlkopf herum und setzt sich ventral an der Zungenscheide fest.

Ein zweiter paariger Muskel, Musculus maxillo-laryngeus, entspringt dicht hinter und zum Teil noch über dem Dilatator am Cricoidknorpel, zieht links und rechts an der Zunge vorbei nach unten und befestigt sich an der Innenseite der Unterkieferäste. Durch Verkürzung dieses Muskelpaares muß der Kehlkopf herabgezogen werden. Ich betrachte sie daher als die Herabzieher, im Gegensatz zu den Angaben HENLE'S, nach welchen bei allen Schlangen der Aufheber des Kehlkopfes am Unterkiefer entspringen soll (3, p. 1591).

Der Musculus hyoideo-laryngeus entspringt als drittes Paar schon hinter dem Kehlkopf an der Trachea und zieht dieser entlang bis zum ersten Rippenpaare. Nun weicht er seitlich von der Luftröhre ab, umschlingt den Ösophagus und inseriert beim 2. Rippenpaare an den Rudimenten der Zungenbeinhörner. Infolge der ansteigenden Luftröhre muß eine Verkürzung dieser Muskeln den Kehlkopf

kopf heben und in die Gaumenhöhle drücken, so daß der Luftstrom direkt aus den Nasenhöhlen in die Trachea übergeführt werden kann. Hierdurch wird die Speiseröhre keineswegs versperrt, denn die Nahrung kann unbehindert an der Luftröhre vorbei nach dem Ösophagus gelangen. Der *Musculus hyoideo-laryngeus* funktioniert somit als Aufheber des Kehlkopfes.

2. Trachea. Die Luftröhre muß infolge ihrer Länge durch eine große Zahl von Knorpelringen gestützt werden. Die ersten auf den Kehlkopf folgenden Ringe sind fast vollkommen geschlossen, während die übrigen dorsal ziemlich breite Lücken aufweisen, die nur von Bindegewebe überspannt werden. Nach hinten erweitert sich die Trachea, und indem sie allmählich in das Gewebe des Lungensackes eindringt, verliert ihre Seitenwand die Knorpelstützen, so daß der Luftweg nur dorsal und ventral durch Knorpellamellen offengehalten wird.

3. Lunge. Die Lunge beginnt hinter dem Atrium. Sie bildet im ausgewachsenen Zustande einen einfachen Sack: sie erreicht hinter dem Herzen ihre größte Weite und zieht, allmählich dünner werdend, längs der Vena cava zur Leber, wo sie ihr Ende erreicht (Fig. B), oder dehnt sich noch weiter aus bis zur Lebermitte (Fig. A). Ihre Außenfläche ist glatt. Ihr Inneres bildet einen einfachen Hohlraum. Die Respirationsfläche wird durch ein zierliches Maschenwerk vergrößert. Im vordern Drittel der Lunge sind die Maschen sehr eng, von rautenförmiger Gestalt und nahezu gleicher Größe. Dann werden die Maschen unregelmäßiger, strecken sich mehr und mehr in die Länge und gehen endlich in der Lungenspitze in einfache Längsleisten über.

In der Jugend finden wir beide Lungenflügel angelegt. Allerdings steht der linke dem andern an Größe weit nach. Er stülpt sich hinter der Herzspitze aus der Lateralfäche der Trachea aus und lehnt sich an die Darmwand an. Andererseits liegt er dicht dem rechten Flügel an und wird im Laufe der Entwicklung in dessen Wandung aufgenommen. Auch er umschließt einen kleinen Hohlraum, der mit der Trachea und der andern Lunge kommuniziert (Taf. 39, Fig. 1 u. 2). Aus der dünnen Wand der Lungensäcke springen schmale Längssepten in das Lumen vor. Ihr freier Rand ist leistenartig verbreitert. Untereinander sind sie durch zahlreiche Quersepten verbunden und erzeugen so das zierliche Netzwerk der respirierenden

Fläche. Die Arteria pulmonalis verläuft auf der Ventralseite des rechten Lungsackes und sendet ihre Zweige in dessen Gewebe, wo sie sich in die Septen verteilen. Der linke Sack erhält keinen Ast der Lungenarterie, wohl aber führt von ihm aus ein kurzer Stamm nach der ebenfalls rechts verlaufenden Vena pulmonalis.

III. Die Organe des Kreislaufes.

Das Studium der Kreislauforgane wurde besonders durch den Umstand erschwert, daß ich meine Untersuchung nur an jungen Tieren ausführen konnte, deren Entwicklungsstadium soweit fortgeschritten war, daß alle definitiven Organe wohl ausgebildet, aber noch nicht alle Spuren der Embryonalzeit verwischt waren. Deshalb wählte ich bei der Deutung und Benennung der einzelnen Gefäße die Namen so, daß sie mir für die gefundenen Verhältnisse richtig erschienen.

1. Das Herz.

Das Zentralorgan des Kreislaufes liegt beim erwachsenen Tier im ersten Körperdrittel, ventral vom Ösophagus, während es beim jungen Tier, nicht wie zu erwarten, mehr kopfwärts, sondern noch weiter zurück verlagert ist (Fig. A u. B). Es ist von länglich ovaler Form. Das Verhältnis von Länge zu Breite beträgt 1:2. Die Dorsalseite ist stärker gewölbt als die Ventralseite. Arteria und Vena coronaria verlaufen in schwachen Längsfurchen. Die ungleich langen Atrien reichen bis zur Mitte des Herzens. Meist ist das rechte Atrium länger als das linke.

Die ursprünglich einfache Atriumanlage stülpt sich beim jungen Tier vorn und hinten tief ein und bildet so den ersten Ansatz der in der Längsrichtung verlaufenden Scheidewand. Allmählich rücken die eingeschnürten Wandteile zusammen und verkleben miteinander zu einem vordern und hintern Wulst, die beide weit ins Lumen vorspringen. Die hierdurch noch unvollkommene Zweiteilung in einen linken und einen rechten Vorhof wird durch das dünne Septum atriorum vervollständigt, das sich als glatte Wand zwischen den Wülsten ausspannt. In seinem mittlern Teile läßt es eine rundliche Fenestra offen und bedingt schon innerhalb der Vorhöfe eine Mischung des venösen und arteriellen Blutes. Die Wandung der Atrien ist sehr dünn; doch wird sie, besonders in den oral gelegenen Partien, durch zarte, das Lumen nach allen Richtungen durchsetzende Bälk-

chen gestützt. Das linke Atrium nimmt an seinem caudalen Ende die Vena pulmonalis auf. Der Sinus venosus wird zum größten Teile in den rechten Vorhof einbezogen und verringert dadurch dessen Hohlraum. An seiner Außenseite mündet die von der Leber kommende große Hohlvene ein. Ihre dorsale Wand springt in den Sinusraum vor und verdickt sich zu einer abwärts gerichteten Klappe. Dicht daneben liegt die Mündung der Vena jugularis dextra. Vom Sinusrand her springt eine starke Leiste in das Atrium vor und vermittelt durch eine Klappe, die von der gemeinsamen Venen-Atriumwand herunterhängt, den Abschluß der Vena jugularis. So finden sich auch hier zwei Sinusklappen ausgebildet.

Die Vena jugularis sinistra führt um die linke Vorkammer herum, bildet in der tiefen Querfurche zwischen Vorhof und Ventrikel den linken Ductus Cuvieri und mündet als solcher in den hintersten Abschnitt des Sinus venosus. Die Verbindung der Vorhöfe mit dem Ventrikel wird durch ein wenig ausgeprägtes Spatium intersepto-valvulare vermittelt.

Der Ventrikel ist von konischer Gestalt. Seine Wandung ist sehr dick und umschließt die kleine, von reichverzweigtem Trabekelwerk durchsetzte Höhle. Auf Schnitten bemerkt man schon nahe der Herzspitze einen breiten, dorsoventral von rechts nach links ziehenden Muskelstrang als Anfang des Septum ventriculorum. Es läßt sich als beinahe gänzlich geschlossene Wand bis in die Nähe der Einnündung der großen Gefäße verfolgen. Die Wandung der linken Herzhälfte ist stärker und umschließt auch ein weiteres Lumen als jene der rechten Seite.

Vor den Atrien schwillt das Septum ventriculorum mächtig an und wächst in den rechten Ventrikelraum hinein. Die linke Höhle steht durch eine Öffnung mit dem rechten Raume in Verbindung. Nach vorn wird sie durch die Atrioventricularklappen verschlossen.

Durch Verwachsung des Septum ventriculorum mit Trabekelbalken entstehen zwei übereinander gelegene Kanäle. Der ventral rechts gelegene wächst nach vorn zur Arteria pulmonalis aus, die dorsal links gelegene Öffnung wird zum gemeinsamen Ursprung der beiden Aortenwurzeln. Um diese Kanäle legt sich eine kräftige Muskelwand und bildet den dreiseitigen Truncus arteriosus. Die gemeinsame Aortenwurzel zerfällt durch eine Scheidewand in die linke und rechte Aorta, so daß der Truncus nun aus den drei üblichen Gefäßen besteht. Alle drei Gefäße schließen sich durch je ein Paar Semilunarklappen gegen den Ventrikel ab.

Aus der rechten Aortenwurzel geht als feines Stämmchen die Arteria coronaria ab. Sie verzweigt sich in zwei Äste; der eine schlägt sich links um die Arteria pulmonalis herum und legt sich an die Ventralseite des Ventrikels, der andere verliert sich bald in dessen dorsaler Wandung.

Die Arteria pulmonalis zieht im Sulcus atriorum nach vorn, verläuft über die Aorta dextra, steigt dann in die Höhe, biegt um die rechte Vorkammer herum und legt sich an die Trachea. Vom Scheitelpunkt ihres Bogens führt eine kräftige Anastomose in entgegengesetzter Richtung um die linke Vorkammer und vereinigt sich mit dem unter dem Ösophagus hinziehenden linken Aortenbogen. Auffallend dünn ist der caudalwärts in die Lunge führende Teil der Pulmonalarterie. Er zieht der Ventralseite der Lunge entlang und gibt in gleichen Abständen 6–8 senkrecht in die Höhe steigende Ästchen an das Lungengewebe ab.

Der gemeinsame Aortenursprung spaltet sich bald in zwei Gefäße. Das dorsale schiebt sich nach rechts und wird zur Aorta dextra, das ventrale wandert nach links und heißt nun Aorta sinistra. Die erstere gibt vor dem Atrium die Carotis interna ab, welche in gerader Linie über die Präcardialdrüsen hinweg zieht und der Innenwand der Trachea entlang läuft. Etwas weiter kopfwärts zweigt als ziemlich dünnes Gefäß die Carotis externa ab und geht, neben der Aorta dextra her, unter der Trachea hindurch und zieht an deren distaler Wand nach vorn. Die Aorta dextra schlingt sich um die Trachea herum, wendet sich gegen die Wirbelsäule, biegt nach hinten um und fließt mit der (von links kommenden) Aorta sinistra zusammen.

Die Aorta sinistra läuft bis zum Beginn der Präcardialdrüsen nach vorn, wirft sich dann nach links bis zum Ösophagus, nimmt hier den von der Lungenarterie kommenden Ductus Botalli auf, steigt rückwärtsbiegend an der lateralen Darmwand empor und vereinigt sich, der Medianlinie des Körpers zustrebend über den Atrien mit der Aorta dextra zur Aorta descendens. Der Verlauf der großen Gefäße bietet somit ein ähnliches Bild, wie GADOW (in: BRONN, tab. 86) für *Crotalus* gezeichnet und beschrieben hat.

2. Das Arteriensystem.

(Taf. 39, Fig. 1.)

Wie schon erwähnt, entspringt die Carotis interna vor dem Atrium und zieht der Innenwand der Trachea entlang. Sie mag

auf ihrem weitem Verlauf Carotis sinistra genannt werden, da sie der linken Kopfhälfte arterielles Blut zuführt. In der Halsregion rückt sie von der Trachea weg und legt sich unter den Ösophagus. Vorwärtstrebend eilt sie unter dem erweiterten Schlunde durch und steigt auf der linken Seite empor. In der Gegend des Condylus occipitalis sendet sie einen abwärtssteigenden Ast nach der ventralen Halsmuskulatur. Dieser schickt einen Ast unter der Schädelbasis nach vorn zum Quadratum. Die Carotis selbst steigt steil an und zieht zum Felsenbein. Dabei schickt sie einen Ast nach rechts zwischen Ösophagus und Schädelbasis. Von der andern Seite nähert sich ein Ast der rechtsliegenden Carotis; ob es aber zu einer Kommunikation der beiden Carotiden kommt, vermag ich nicht festzustellen [RATHKE (5) u. PETERS (4)]. Mir schien eher, als ob sich die beiden Äste den Trabekeln entlang zögen. Am Felsenbein splittert sich die Carotis in die Kopfgefäße auf, von deren weiterer Verfolgung ich absehen muß.

Die Carotis externa dextra sendet in der Nähe des Kopfes einen kurzen Ast nach außen, der sich sofort in einen vorwärts und einen rückwärts laufenden Zweig gabelt. Ersterer läuft parallel der Carotis zum Quadratum empor und verliert sich in der Muskulatur des Kopfes. Der letztere steigt schräg aufwärts zur Hautmuskulatur und splittert sich in mehrere Zweiglein auf. Die Carotis aber spaltet sich in die verschiedenen Kopfgefäße.

Außer den Carotiden entspringt aus dem Scheitel des rechten Aortenbogens die Arteria vertebralis CUVIER (Arteria collaris SCHLEMM). Von der Präcardialdrüse zieht sie zwischen Ösophagus und Wirbelsäule nach vorn. Da das Herz weit nach hinten verlagert ist, erreicht sie eine beträchtliche Länge, so daß auch die Zahl der von ihr abgehenden Arteriae intercostales 4 (BRONN) übersteigt und auf 8—9 anwächst. Nach dem Darne gehen von ihrer Unterseite die zarten Rami oesophagei. Jede Arteria intercostalis steigt zur Wirbelsäule empor, verzweigt da in einen linken und einen rechten Ast, deren jeder in die Muskulatur seiner Seite eindringt und sich dort aufsplittert. Stark verjüngt dringt die Arteria vertebralis in die zwischen Ösophagus und Wirbelsäule gelegene Cervicalmuskulatur ein. Da sich aber auch hier keine paarigen Äste finden, so stimmen meine Beobachtungen mit jenen von JACQUART (3) überein, wonach nur unpaare Zweige von der Arteria vertebralis abgehen.

Die Aorta descendens entsteht durch Vereinigung der beiden

Aortenwurzeln schon hinter dem Atrium. Sie zieht links vom Darne nach hinten. Von ihrer Ventralseite führen ca. 8 Rami oesophagei zur Speiseröhre. Dorsal entspringen ebenfalls unpaare Stämme, steigen zur Wirbelsäule empor und ziehen als linke und rechte Arteria intercostalis zwischen die Rippen.

Nach der Mitte der Leber führt längs einer starken Vene eine relativ schwache Arteria hepatica. Sie teilt sich in einen kurzen vorwärtslaufenden und einen etwas längern rückwärtslaufenden Ast.

Hinter der Leber zweigt von der Aorta descendens ein starkes Gefäß ab, das in seiner Gesamtheit als Arteria omphalo-mesenterica bezeichnet werden mag. Sein im Nabelstrang verlaufender Endabschnitt geht mit zunehmendem Alter verloren, während seine vordern Partien als Arteriae mesentericae zeitlebens bestehen bleiben. Ihr Verlauf ist folgender: Sie legt sich an die Wand der Leibeshöhle und zieht nach der rechten Seite bis zur Urniere. Hier dringt sie mit der gleichnamigen Vene in den Nabelstrang ein, schlingt sich, indem sie sich gleichzeitig um die Vene dreht, um den Darm herum nach der linken Körperseite und verläuft nun ventral zwischen den beiden Fettkörpern der Bauchhöhle nach hinten. Endlich dringt sie durch den Nabel hindurch und verbreitet sich über den Dottersack. Gleich nach ihrem Austritt aus der Aorta sendet sie nach der Darmwand eine kurze Arteria ventriculi; ein zweiter Ast versorgt die Milz und einige weitere Zweige das Fettgewebe der Bauchhöhle. Ein anderer Ast führt an der rechten Vorniere vorbei zur Urniere. Hier gabelt er sich und sendet einen Zweig nach dem Hoden, während der andere die Haut mit arteriellem Blute versorgt. Nach innen schickt die Arteria omphalo-mesenterica eine kurze Arteria cystica nach der Gallenblase und nach der Bauchspeicheldrüse die Arteria pancreatica. Vor ihrem Eintritt in den Nabelstrang entläßt sie einen kräftigen Stamm, die spätere Arteria mesenterica inferior, nach den Mesenterien und der Darmwand.

Die linke Urniere und der linke Hoden werden durch einen besondern Ast der Aorta descendens gespeist.

Hinter der rechten Vorniere entspringt die schwache Arteria renalis dextra. Sie zieht über die Dorsalseite der rechten Niere hinweg und sendet auf ihrem Wege kurze Äste in das Innere.

Die Arteria renalis sinistra geht hinter der linken Urniere ab und führt der linken Niere entlang.

Die Arteria cloacalis nimmt ihren Ursprung etwa bei der Mitte des Dickdarms und verläuft über das Darmrohr bis in die Gegend der Cloake.

Die beiden Nabelarterien, *Arteriae lumbilicales*, entspringen hinter den Nieren, ziehen in scharfer Biegung um den Darm und die Urogenitalgänge und begleiten den Allantoisstiel nach vorn. Sie enden mit dem Allantoisstiel, umgeben von einer gemeinsamen Hülle, an der Nabelöffnung.

Nach Abgabe dieser beiden Gefäße zieht sich die *Aorta abdominalis* zu der engen *Arteria caudalis* zusammen. Zwei Äste versorgen die Anusmuskulatur, einer geht hinter der Urogenitalpapille nach der Cloake, und andere führen nach den Penes und den Analaschen. Sie selbst verschwindet in der kräftigen Muskulatur des Schwanzstummels.

3. Das Venensystem.

(Taf. 39, Fig. 2.)

Drei große Gefäßstämme sammeln das die Organe durchströmende Blut und führen es zum Herzen zurück, während ein viertes Sammelgefäß das Herz nicht mehr erreicht, sondern seinen Inhalt in die Leber ergießt, von wo es auf besonderm Wege zum Zentralorgan weiter geleitet wird. Es sind die *Venae jugulares*, die *Vena cava posterior* und die *Vena omphalo-mesenterica*.

Das die linke Kopfhälfte versorgende Blut wird durch die Kopfvenen, deren Verlauf ich nicht genauer verfolgt habe, rückwärts geführt in die *Vena jugularis dextra*. Sie erscheint als dünner Stamm an der Außenseite des *Quadratum*, dringt dann in die Halsmuskulatur ein, folgt der Außenseite der *Trachea* bis zum rechten Aortenbogen, zieht sich stark erweiternd nach dem *Atrium dextrum* und mündet mit kaum angedeutetem *Ductus Cuvieri* in den *Sinus venosus*. Außer ihrem ursprünglichen Wurzelgebiet empfängt sie Blut aus folgenden Stämmen:

Dicht vor dem rechten *Atrium* mündet die mächtige *Vena azygos anterior* ein. Sie läuft zur *Trachea*, nähert sich dann steil ansteigend der *Arteria collaris*, erreicht die Wirbelsäule und sendet von hier aus ihre Wurzeln in die Muskulatur der Rippen. Ein zweiter Ast geht dicht neben ihr ab, zieht nach unten und vorn und verschwindet bald im Gewebe des Herzbeutels. Außer diesen Gefäßen kommen von den Wirbeln her *Spinalvenen* und ergießen sich in regelmäßigen Abständen in die *Jugularis*. Ferner empfängt sie kleine Stämmchen vom *Ösophagus* und von der Muskulatur des Halses.

Die Vena jugularis sinistra, aus der Vereinigung der linksseitigen Kopfvenen hervorgehend, zieht vom Schädel absteigend um den Schlund herum und folgt der Ventralseite des Darmes bis zum Atrium sinistrum. Hier biegt sie in den Sulcus atrio-ventricularis ein, bildet einen langgestreckten Ductus Cuvieri und mündet in den rechts liegenden Sinus venosus. Sie ist etwas schwächer als die rechte Jugularvene. Sie empfängt einen kurzen Ast vom Pericard; der Darm sendet ihr einige wenige Venae oesophagi. Außerdem erhält sie durch einen mäßig starken Stamm das venöse Blut der vordern Leibeshöhle.

Die Jugularvenen zeigen demnach ein ungleiches Verhalten. Die stärkere rechte Vene sammelt hauptsächlich das venöse Blut aus der Wirbelsäule, während die linke ihr Blut vom Darne, der Leibeshöhle und der Muskulatur der linken Seite empfängt.

Die Vena cava posterior führt in letzter Linie alles den hinter dem Herzen gelegenen Organen zugeströmte Blut wieder dem rechten Vorhof zu. Sie entsteht durch die Vereinigung zweier langgestreckter Gefäße, die ich ihrer Lage entsprechend als Vena cava sinistra und Vena cava dextra bezeichne.

Die Vena cava dextra nimmt ihren Ursprung weit hinten im Gebiete der Cloake. Zu beiden Seiten der Urogenitalpapillen entstehen 2 dünne Venen und ziehen den Uretern und Samengängen entlang an die Ventralseite der Nieren. Diese Venae renales advehentes geben mehrere hintereinander liegende Äste an die Nieren ab und verlieren sich innerhalb der Nierenschläuche. Ihr Blut passiert die Drüsen und sammelt sich dorsal in je einem der ganzen Länge nach verlaufenden Gefäß. Sie verlassen die Nieren und ziehen als Venae revehentes über die Urnieren hinweg bis zu den Hoden, aus denen sie kleine Zweige empfangen. Die linke Vena renalis revehens zieht nun über den Darm zur rechten Urniere hinüber und vereinigt sich mit der rechten Vena revehens zur Vena cava dextra. Sie wird verstärkt durch einen Zweig, welcher sein Blut aus der Muskulatur der Wirbelsäule bezieht. Nun durchströmt sie das Fettgewebe der Bauchhöhle, dringt in die Leber ein, nähert sich der Vena omphalo-mesenterica und sendet eine kurze Anastomose zu ihr hinüber. In der Mitte der Leber biegt sie rechts ab und läuft nun deren rechten Wand entlang bis zu deren Anfang. Hier trifft sie mit der Vena cava sinistra zusammen zur Bildung der großen Hohlvene.

Der Verlauf der Vena cava sinistra gestaltet sich bedeutend

einfacher. Sie sammelt das Blut der ventralen Bauchwand, erscheint dann als dünner Stamm vor dem Nabel und strebt in der Medianlinie nach vorn. Nun zieht sie schräg unter dem Dünndarm durch und durchdringt ebenfalls das Bindegewebe der Bauchhöhle. An der Leber angekommen, schlägt sie sich um diese herum und läuft der rechten Leberseite entlang. Wo die Vena cava dextra sich nach außen wendet, biegt sie nach innen, geht unter der Dextra durch und verläuft bis zu ihrer Vereinigung mit der Vena cava dextra innerhalb des Lebergewebes. Die beiden Venen bilden so die Figur einer 8. Auf ihrem ganzen Wege konnte ich keine zuführenden Zweige auffinden.

Die Vena cava posterior läuft unter dem Ösophagus nach vorn, dann sich stark erweiternd der Ventralseite der Lunge entlang, biegt um den Ventrikel herum und öffnet sich in den Sinus venosus.

Die Vena pulmonalis entsteht im mittlern Teile des Lungen-sackes, führt dicht über die Vena cava hinweg und mündet, nachdem sie einen kurzen Ast aus dem linken, rudimentären Lungenflügel aufgenommen hat, in das Hinterende des linken Vorhofes.

Die Vena omphalo-mesenterica erhält nicht nur Blut vom Dottersack, sondern führt auch einen großen Teil des Blutes aus der Caudalregion der Leber zu. Außerdem empfängt sie Blut vom Dünndarm und dessen Anhangsdrüsen Pancreas und Milz. Sie zieht, mit der Arteria omphalo-mesenterica zum Nabelstrang vereint, durch die Bauchhöhle und nähert sich in horizontalem Laufe der rechten Urniere. Bei ihrem Austritt aus dem Nabelstrang nimmt sie die Vena intestinalis auf, die, in der Nabelgegend entspringend, der Dorsalseite des Dünndarms entlang führt. Nun vereint sie sich mit einem Gefäßstamm, der sein Wurzelgebiet in den hintern Körperpartien hat; ich bezeichne sie als Vena abdominalis. Kurze Zweige sammeln das Blut aus der mächtig entwickelten Muskulatur des Schwanzstummels und bilden zusammen die kurze Vena caudalis. Diese gabelt sich bei den Analtaschen wieder in 2 Äste. Jeder Zweig zieht über den Analsack seiner Seite hinweg, nimmt dessen Blut auf, steigt zur Wirbelsäule empor und läuft unter den durch die Lymphapophysen geschützten Lymphherzen durch, mit welchen sie in offene Verbindung treten. An der Wand der Leibeshöhle angelangt, empfangen sie Äste von der Wirbelsäule und von den Ruten. Da ziehen sie an der Cloake vorbei, unter den Nieren durch und folgen den Arteriae umbilicales nach vorn. Ihrer Lage nach können sie als Venae umbilicales bezeichnet werden oder aber,

da sie in der Bauchhöhle liegen, als Vena abdominalis dextra und sinistra. Vor dem Nabel treten sie zu einer median verlaufenden Vena abdominalis impar zusammen, welche sich endlich vor den Urnieren in die Vena omphalo-mesenterica ergießt. Diese zieht nun nach der Leber und läuft der dem Darne zugekehrten Seite entlang. Dabei verjüngt sie sich in dem Maße, als sie Äste an die Leber abgibt. Auf ihrem Wege empfängt sie noch venöses Blut von Lunge und Darm. Andere Äste kommen als Venae vertebrales posteriores von der Wirbelsäule her. Dazu gesellen sich noch Äste von der Haut, der Milz und der Bauchspeicheldrüse.

Das Venensystem bietet also folgendes Gesamtbild dar. Das von den Arterien ausgegebene Blut sammelt sich in verschiedenen Gebieten und wird durch 4 Gefäße dem Herzen wieder zugeführt. Aus dem Schwanz, den Genitalien und dem Fettgewebe der Bauchhöhle sammelt sich das venöse Blut in der Vena abdominalis und fließt vereint mit der Vena omphalo-mesenterica, welche das Blut aus der Milz, dem Pancreas, von der Lunge und dem Magen und auch aus gewissen Partien der Wirbelsäule aufnimmt, nach der Leber, ohne das Nierensystem zu berühren. Aus der Cloacalgegend strömt das Blut durch die Venae renales nach den Nieren, dann über die Urnieren hinweg durch die Vena cava dextra nach der Leber. Das Blut der ventralen Körperseite sammelt sich in der Nabelgegend und geht durch die Vena cava sinistra nach der Leber, von wo aus die große Vena cava posterior alles das die hinter dem Herzen gelegenen Organe versorgende Blut nach dem Sinus venosus führt. Endlich sammelt sich das Blut aus den vor dem Herzen liegenden Körperteilen in den beiden Jugularvenen und strömt durch diese dem Atrium entgegen.

4. Glandulae praecardiales.

Da die Präcardialdrüsen wahrscheinlich bei der Blutbildung eine Rolle spielen, so mögen sie hier den Kreislauforganen angefügt werden. PETERS (4) beschreibt sie als eine vierlappige Drüse, deren unterer mittlerer Lappen bei *Rhinophis oxyrhynchus* eine von den andern verschiedene Struktur zu haben scheine. Ich selbst finde folgende Verhältnisse: Die Glandulae praecardiales liegen vor dem Atrium an der Ventralseite der Trachea und setzen sich aus einem Komplex von 3 ungefähr gleichgroßen, ovalen Drüsenkörperchen von ca. 1 mm Länge zusammen. Die beiden vordern, gleichbeschaffenen Partien liegen so nebeneinander, daß die linke die rechte

um weniges überragt, während die caudal gelegene Partie zwischen die vordern eingeschoben ist.

Die beiden vordern Drüsen sind äußerst kompakt und lassen nur eine dichte Granulation erkennen. Ausführungsgänge lassen sich nicht nachweisen, wohl aber ein zu- und ein wegführendes Blutgefäß. Sie bestehen aus mehreren Lappen und sind beim jungen Tier so mächtig entwickelt, daß ihr Querschnitt jenen der Trachea um das 3—4fache übertrifft. Ihre Funktion besteht wohl in der Erzeugung von Lymphzellen. Ihnen gegenüber liegt an den Jugularvenen je ein rundliches Lymphkörperchen von ähnlicher Beschaffenheit wie die Drüse selbst.

Ein anderes Bild zeigt der hintere Abschnitt. Er ist rundlich und läßt die Drüsenschläuche deutlich erkennen. Die Drüsenzellen sind mit hellem Plasma erfüllt und ergeben auf Querschnitten zierliche Bilder. Zwischen den Schläuchen verlaufen feine, mit Blutkörperchen erfüllte Gefäße. Jede direkte Verbindung zwischen den vordern und der hintern Drüse scheint zu fehlen.

Nun ist nach LEXDIG (3) die Thyreoidea bei der Ringelmatter unpaar, aus schönen, großen, von Colloidkugeln erfüllten Blasen gebildet. Es unterliegt daher wohl keinem Zweifel, daß die unpaare hintere Präcardialdrüse der Thyreoidea LEXDIG entspricht. Die paarigen, aus mehreren hintereinander liegenden Abschnitten bestehenden vordern Präcardialdrüsen entsprechen den Thymusdrüsen der übrigen Ophidier.

IV. Die Urogenitalorgane.

1. Die Harnorgane.

Die Nieren sind sehr weit nach hinten verschoben und liegen dorsal über dem Enddarm (Fig. A, B, D, G). Sie zeigen die bei Schlangen herrschende Asymmetrie, doch nicht in dem Maße wie *Tropidonotus natrix*. Meist liegen die Verhältnisse so, daß die stets nach vorn verlagerte rechte Niere in der Mitte der linken beginnt und diese um ihre halbe Länge überragt. Hierdurch erfährt der rechte Ureter eine entsprechende Streckung. Auch liegen die Nieren nicht zu beiden Seiten der Wirbelsäule, sondern beide werden so nach der rechten Körperseite gedrängt, daß die linke Niere dorsal über den Enddarm zu liegen kommt, während sich die rechte an den Dünndarm legt. Beide Harnorgane ruhen auf den langgestreckten

Fettkörpern der Bauchhöhle. Ihre Form ist länglich; bei Tieren von 20—27 cm Länge 8—10 mm lang und 2—3 mm breit. Jedes Organ setzt sich aus ca. 8 scheibenförmigen Drüsenpaketen zusammen, deren jedes durch einen besondern Gang in den gestreckten Ureter mündet.

Interessante Verhältnisse ergeben sich bei den jungen Tieren. Hier findet man noch alle drei Entwicklungsstadien des Harnapparats, Pro-, Meso- und Metanephros hintereinander gelegen.

Die Vornieren (Fig. M) sind sehr klein und offenbar schon stark

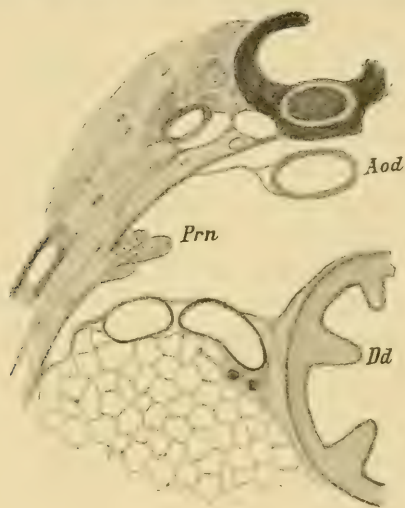


Fig. M.

Rhinophis planiceps. Querschnitt durch die Vornierengegend eines 7 cm langen Embryos. Die 3 fingerförmigen Schläuche links bilden das Rudiment der Vorniere.

zurückgebildet. Sie liegen nicht frei in der Leibeshöhle, sondern sprossen zu beiden Seiten der Wirbelsäule aus dem Epithel der Bauchwand hervor. Sie erfüllen den Raum zwischen Leber und Pancreas und ragen als finger- oder keulenförmige Ausstülpungen des Epithels in die Leibeshöhle vor. Einen die Verbindung mit der Urniere vermittelnden Vornierengang konnte ich nicht finden. Dagegen tritt von der Aorta her die Arteria omphalo-mesenterica dicht an sie heran. Die Vornierenschläuche sind von einer straffen Haut umschlossen und bestehen aus dicht plasmatischen Zellen mit dunkeln Kernen. Falls sie wirklich noch eine Öffnung umschließen, so kann diese nur mit dem Gewebe der Leibeshöhlenwand kommunizieren.

Das ganze Gebilde zeigt einen so ausgeprägt rudimentären Charakter, daß jede Funktion unmöglich scheint.

Anders verhalten sich die Urnieren (Taf. 39, Fig. 3). Sie sind wohlausgebildete, langgestreckte Körper, die in ihrem Bau der fertigen Niere sehr nahe stehen. Sie erfüllen den Raum zwischen Pancreas und Niere. Wie die Nieren bestehen sie aus scheibenförmigen Drüsenpaketen. Die Drüsenschläuche sind dicht geknäuelte und umschließen einzelne große Glomeruli. Das Vorderende jeder Urniere zerfällt in 2 Lappen, von denen der einwärts gelegene bis zum Hoden reicht. Durch einen kurzen Gang tritt er mit diesem in Verbindung und bleibt als Nebenhoden (Epididymis) bestehen. Beim ausgewachsenen Tier ist die Epididymis makroskopisch kaum zu finden. Sie schrumpft auf ein winziges, rosagefärbtes Läppchen zusammen und ist der Hodenwand dicht aufgelagert, während der übrige Urnierenkörper spurlos verschwindet. Ein der Nebenniere (Paradidymis) entsprechendes Rudiment konnte ich nicht wahrnehmen.

Der Metanephros, von der Urniere durch eine beträchtliche Lücke getrennt, ist kürzer, aber dicker. Die Drüsenschläuche sind weniger geknäuelte, sondern zeigen eine fächerförmige Anordnung. Die Glomeruli liegen der Innenseite an und bestehen aus zwei alternierenden Reihen. Auf der Ventralseite jedes Drüsenabschnitts vereinigen sich 5—6 Schläuche zu einem kurzen Sammelgang und ergießen ihr Secret in den gestreckt verlaufenden Ureter.

2. Die Geschlechtsorgane.

Die Hoden sind längliche Körperchen von 4 mm Länge und 1 mm Breite. Entsprechend der Lage der Nieren kommen sie meist hintereinander auf die rechte Körperseite zu liegen. An ihrer Außenseite beginnt der Urnierengang, zieht in engen Schlingelungen nach der Niere und folgt nun dem Ureter bis zur Mündung in den Cloakenraum auf der Urogenitalpapille (Fig. A, B).

Beim jungen Tier sind die Hoden rundlich und liegen über den Urnieren (Taf. 39, Fig. 3). Sie hängen durch ein schmales Band mit der Leibeshöhlenwand zusammen. Sie bestehen aus einer sehr kompakten Masse feiner Schläuche und Blutgefäße und werden von einer straffen, faserigen Haut, der Albuginea, umschlossen. Nach dem als Nebenhoden beschriebenen Urnierenlappen führen feine Kanälchen, während am caudalen Ende der Urnierengang ansetzt, aus welchem sich nach Reduktion der Urniere der Samenleiter entwickelt.

Von den Ovarien (Fig. D, G) kann ich nur angeben, daß sie als langgestreckte, sehr schwach ausgebildete Körper, analog den Hoden, auf der rechten Körperseite liegen. Sie zerfallen in mehrere (meist drei) hintereinander liegende, spindelförmige Abschnitte, von denen gewöhnlich der caudal gelegene am größten ist.

Die Oviducte (Fig. G, H) sind gewöhnlich in der Zweizahl vorhanden, doch zeigen auch sie, wie das gesamte Urogenitalsystem, eine ausgesprochene Neigung zur Asymmetrie. Meist ist der rechte Eileiter etwas länger, während der linke, der sich ventral über den Darm nach rechts hinüberschlägt, schon dadurch etwas kürzer scheint. Sie zeigen große Ähnlichkeit mit den Oviducten der Blindschleiche und lassen wie diese ein deutliches Ostium tubae, einen kurzen, gefalteten Eileiter und einen erweiterten Uterus erkennen.

Eine merkwürdige Mißbildung der Oviducte mag hier noch erwähnt werden. Bei einem alten *Rhinophis trevelyanus* war der rechte Oviduct stark in die Länge gezogen; sein mittlerer Teil war sehr dünn und nur das Ostium ungeheuer trichterförmig angeschwollen (Fig. G).

Die Penes sind paarig, erreichen bei einem 15 cm langen Tier die Länge von 6 mm, bei 7 cm langen Embryonen 3 mm und bilden hohle, einstülpbare Schläuche mit rauher Oberfläche. An der Wurzel sind sie ziemlich kräftig, dann werden sie nach der Mitte zu dünner, um am vordern Ende keulenförmig anzuschwellen. Unter dem Mikroskop erweist sich die Oberfläche von zahlreichen Zähnchen übersät, welche ähnlich den Gebilden der Mundschleimhaut im Integumente festsitzen. Die Penes beginnen unterhalb der Ausmündung der Samenleiter; ihre Dorsalfäche ist etwas eingedrückt, ohne aber eine deutliche Rinne zu bilden. An ihrer Wurzel münden die Analsäcke aus.

Die Analsäcke liegen zu beiden Seiten der Cloake. Es sind rundliche Organe von drüsiger Beschaffenheit und lassen zwei verschiedene Abschnitte unterscheiden. Der distale Teil liegt horizontal und ist ein rundlicher, von einer derben Hülle gebildeter Sack. Seine Innenseite ist mit einem großzelligen, dreischichtigen Epithel ausgekleidet. Den Hohlraum erfüllt eine faserige, von feinen Körnern durchsetzte Masse. Der proximale Abschnitt ist von drüsiger Beschaffenheit, zieht schräg nach unten und mündet an der Cloakenöffnung.

Schlußbemerkung.

Aus obigen Ausführungen geht deutlich hervor, daß die vegetativen Organe der Rhinophiden in allen wesentlichen Punkten mit der Organisation der übrigen Schlangen übereinstimmen. Wohl finden sich in jedem Organsystem kleine Modifikationen, doch bewegen sie sich nur innerhalb der Grenzen individueller Variation und ragen nirgends über den Wert von Familienunterschieden hinaus. Die auffallendsten Abweichungen von der Norm zeigt der Verdauungstractus; doch wenn man sich erinnert, welch weitgehender Schwankungen der Darm in bezug auf Länge und Ausbildung seiner einzelnen Abschnitte je nach der Ernährungsweise schon bei sehr nahestehenden Formen fähig ist, so kann hierauf kein großes Gewicht gelegt werden. Auch hier mag als umgestaltender Faktor die eigenartige Ernährungsweise tätig gewesen sein. Auch der Umstand, daß nur wenige Eier, meist zwei, ausgebildet und lebendige Junge zur Welt gebracht werden, kann nicht besonders auffallen: ist doch Viviparität im Stamme der Reptilien keine allzu seltne Erscheinung.

Machte die absonderliche Ausbildung des Skeletsystems, vor allem der vom Schlangentyp so sehr abweichende Schädel, die Stellung der Rhinophiden innerhalb des Systems lange Zeit unsicher, so spricht doch der Bau der innern Organe entschieden für die Zugehörigkeit der Rhinophiden zu den Schlangen. Und nachdem ich in meiner frühern Arbeit versucht habe, die eigentümlichen Modifikationen des Skelets, des Integuments und der Sinnesorgane aus den normalen Verhältnissen abzuleiten und lediglich als Folgeerscheinungen der Anpassung an besondere Lebensbedingungen zu erklären, so mag die von J. MÜLLER zuerst präzierte und von PETERS bestätigte Stellung der Rhinophiden innerhalb der Schlangen gesichert sein.

Literaturverzeichnis.

1. BAUMEISTER, L., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Rhinophiden, in: Zool. Jahrb., Vol. 26, Anat., 1908.
 2. GÜNTHER, A., The Reptiles of British India, 1864.
 3. HOFFMANN, C. K., Schlangen, in: BRONN, Klass. Ordn. Tierr., Vol. 6, 1890.
 4. PETERS, W., De Serpente familia Uropeltaceorum, Berlin 1861.
 5. RATHKE, H., Entwicklungsgeschichte der Natter, Königsberg 1864.
 6. WIEDERSHEIM, R., Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Jena 1893.
-

Erklärung der Abbildungen.

1. Verdauungstractus.

<i>And</i> Analdrüse	<i>Leb</i> Leber
<i>Bls</i> Gallenblase	<i>M</i> Milz
<i>ch</i> Ductus choledochus	<i>Mg</i> Magen
<i>Cl</i> Cloake	<i>Oes</i> Ösophagus
<i>Dd</i> Dünndarm	<i>p</i> Ductus pancreaticus
<i>Dda</i> Enddarm	<i>Pan</i> Pancreas
<i>Did</i> Dickdarm	<i>R</i> Rectum
<i>h</i> Ductus hepaticus	<i>s</i> Ductus cysticus
<i>hc</i> Ductus hepato-cysticus	

2. Respirationssystem.

<i>Al</i> Gießbeckenknorpel	<i>Mml</i> Musculus maxillo-laryngeus (Abwärtszieher des Kehlkopfes)
<i>Glp</i> Glandulae praecardiales	<i>Rk</i> Ringknorpel
<i>L</i> Lunge	<i>Tra</i> Trachea
<i>Mdl</i> Musculus dilatator laryngis	<i>Trg</i> Trachealringe
<i>Mhl</i> Musculus hyoideo-laryngeus (Aufheber des Kehlkopfes)	

3. Circulationssystem.

a) Arterien.

<i>A</i> Atrium	<i>Arin</i> Arteriae intercostales
<i>Aoa</i> Aorta abdominalis	<i>Arl</i> Arteriae lumbilicales
<i>Aod</i> Aorta descendens	<i>Arm</i> Arteriae mesentericae
<i>Arca</i> Arteria caudalis	<i>Arom</i> Arteria omphalo-mesenterica
<i>Arcl</i> Arteria cloacalis	<i>Arp</i> Arteria pulmonalis
<i>Arhe</i> Arteria hepatica	<i>Arnd</i> Arteria renalis dextra

Arrs Arteria renalis sinistra
Arve Arteria vertebralis
Cd Carotis dextra
Cs Carotis sinistra
Dbo Ductus Botalli

Rad Aorta dextra
Ras Aorta sinistra
Roes Rami oesophagei
Ve Ventrikel

b) Venen.

Deu Ductus Cuvieri
Vad Vena abdominalis dextra
Vas Vena abdominalis sinistra
Vax Vena azygos anterior
Vca Vena caudalis
Vcd Vena cava dextra
Vci Vena cava inferior
Vcs Vena cava sinistra
Vjd Vena jugularis dextra

Vint Vena intestinalis
Vsp Venae spinales
Vjs Vena jugularis sinistra
Voos Venae oesophagei
Vom Vena omphalo-mesenterica
Vvp Venae vertebrales posteriores
Vp Vena pulmonalis
Vra Venae renales advehentes
Vrr Venae renales revehentes

4. Urogenitalsystem.

Em Embryonen
Ep Nebenhoden
lHo linker Hoden
lNi linke Niere
lOv linkes Ovar
Ms Urniere
Od Oviduct
Ot Ostium tubae
Pe Penis.

Prn Vorniere
Pug Papilla urogenitalis
rHo rechter Hoden
rNi rechte Niere
rOv rechtes Ovar
Sa Samenleiter
Ur Ureter
Ut Uterus
Wg Urnierengang

Tafel 39.

Fig. 1. *Rhinophis planiceps*. Arteriensystem eines 7 cm langen Embryos, Dorsalansicht. Rekonstruiert nach Querschnitten.

Fig. 2. *Rhinophis planiceps*. Venensystem eines 7 cm langen Embryos, Dorsalansicht. Rekonstruiert nach Querschnitten.

Fig. 3. *Rhinophis planiceps*. Urogenitalsystem eines 7 cm langen Embryos, Dorsalansicht. Rekonstruiert nach Querschnitten.

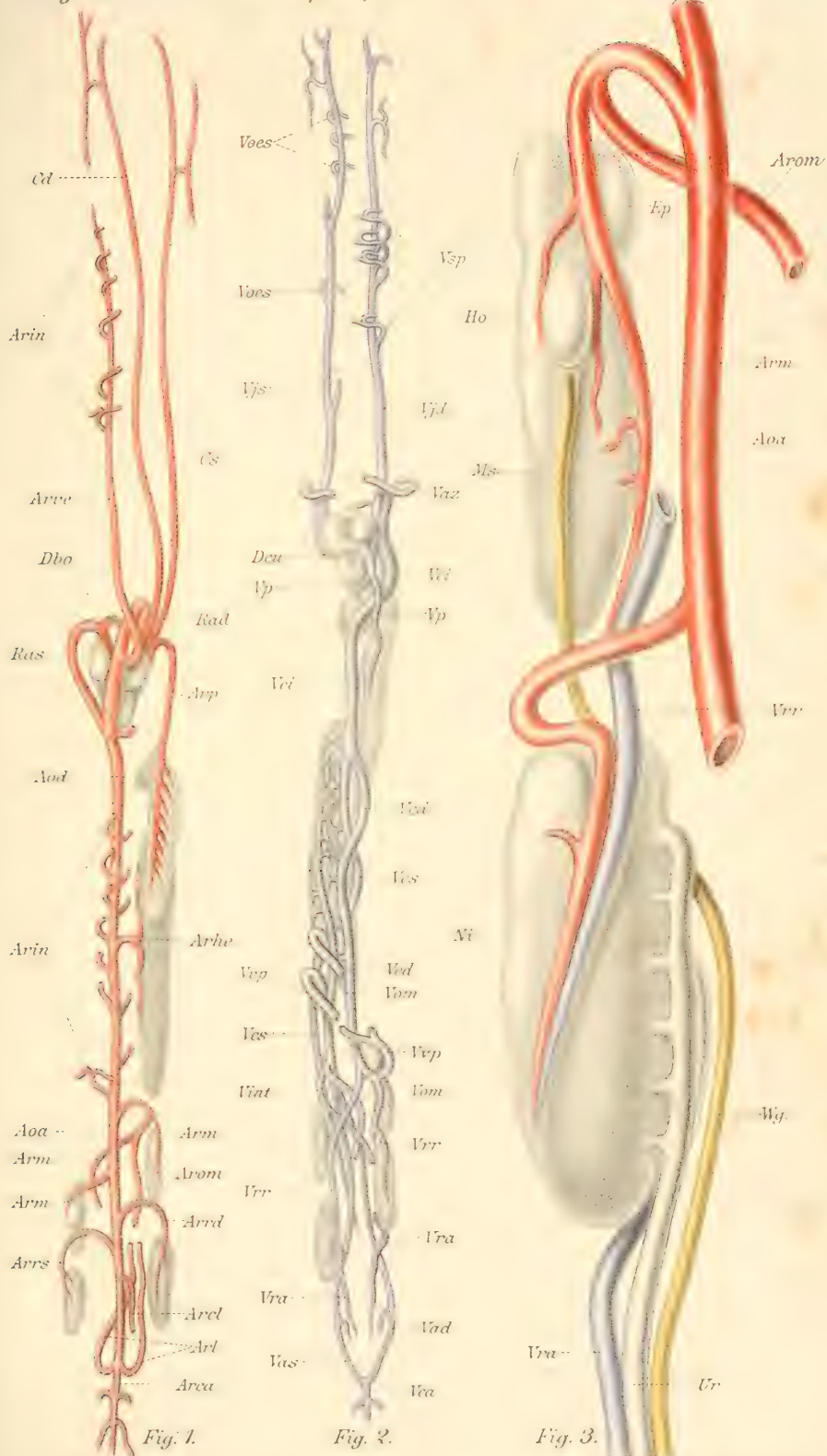


Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 04637

16157

